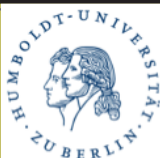


Proceedings in Marine Biology

Journal of the Graduate Course of the Humboldt-Universität zu Berlin and Museum für Naturkunde Berlin at Wattenmeerstation List (Sylt)



Volume 2 Number 3 2017



Bothe, A., Nowatzki, A.: Abundanzen benthisch-kalzifizierender Foraminiferen und ausgewählter Diatomeen in verschiedenen Horizonten des Sediments im Eulitoral vor List auf Sylt. **1 - 8**

Schlotterbeck, J., Henze, L.: Habitat preferences of juvenile and adult *Carcinus maenas* (L., 1758) under laboratory conditions **9 - 14**

Brunner, P., Heinze, L.: Reconstruction of shell patterns using deterministic continuous mathematical models **15 - 30**

Becker, D., Steinkampf, D.: Identifying body parameters of *Arenicola marina* based on the diameter of fecal strings **31 - 36**

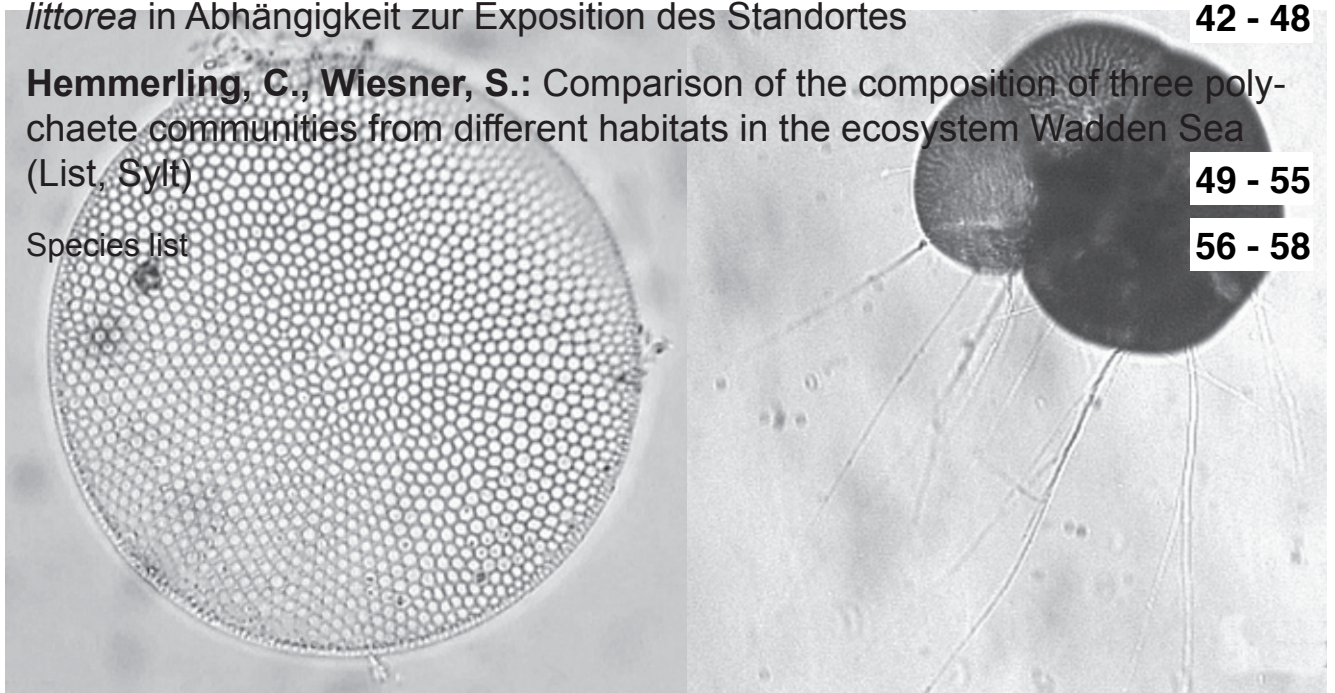
Schubert, J., Aschenbach, T.: Is there a size-dependency in the predator-prey interaction of *Asterias rubens* and *Mytilus edulis*? **37 - 41**

Heinrich, T., Sachse, P.: Morphometrische Gehäuseausprägung bei *Littorina littorea* in Abhängigkeit zur Exposition des Standortes **42 - 48**

Hemmerling, C., Wiesner, S.: Comparison of the composition of three polychaete communities from different habitats in the ecosystem Wadden Sea (List, Sylt) **49 - 55**

Species list

56 - 58



“Proceedings in Marine Biology” is an international journal publishing original research by graduate students on all aspects of marine biology. Subjects covered include: ecological surveys and population studies of oceanic, coastal and shore communities; physiology and experimental biology; taxonomy, morphology and life history of marine animals and plants. Papers are also published on techniques employed at sea for sampling, recording, capture and observation of marine organisms.

Editorial Board

T. Stach

Vergleichende Zoologie

Humboldt-Universität zu Berlin

Berlin

Germany

thomas.stach@hu-berlin.de

C. Lüter

Sammlung Marine Invertebraten

Museum für Naturkunde

Berlin

Germany

carsten.lueter@mfn-berlin.de

Instructions to authors.

Manuscripts submitted to “Proceedings in Marine Biology” must be original, not under consideration elsewhere. Papers should be written in clear English, German, or Low German with an abstract in English. Acronyms must be written in full on their first occurrence and SI units must be used. Scientific names should be italicized.

Manuscripts should be arranged in the following order:

Title, Author(s), Address(es), Abstract, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, References, Figures, Captions, and Tables.

Submission.

Please submit all manuscripts for review by e-mail, postal service, or personally as plain word files to the editors.

Preparation.

“Proceedings in Marine Biology” invites contributions as:

- 1. Full Research Articles of not more than 10 printed pages including tables and illustrations (10,000 words+ figures + tables).*
- 2. Short Papers of not more than 3000 words (+2 figures & 2 tables, or 4 figures or 4 tables etc.)*
- 3. Short Communications of not more than 2 printed pages including table and illustration (1500 words + 1 figure & 1 table, or 2 figures or 2 tables). These papers must start with an Abstract but are not otherwise divided into sections.*

E-mail.

Please provide an e-mail address for the first or corresponding author. This will appear on the title page of each article.

Title.

The title should be no more than 20 words.

Abstract.

A concise informative abstract of not more than 250 words should summarize the most important findings.

Tables.

Tables should not be excessive in size and headed by informative legends. Legend, headings and footnote are delimited by horizontal lines. Data sheets and tables deemed necessary might accompany the manuscript and be added as appendices in an electronical supplement.

Citation of literature.

References in the text should refer to the authors name and year of publication. Two authors should be cited using '&' (Rainbow & Dellinger, 1993); for more than two authors, the name of the first author followed by 'et al.' (Lallier et al., 1987). When citing more than one publication use a semi-colon to separate the different authors e.g. (Gorind et al., 1997; Mykels & Skinner, 1985a,b; Skinner, 1996). The manuscript should be carefully checked to ensure the details of authors and dates cited in the text exactly match those in the reference list. Cross checking of references in the text to the cited literature and vice versa is the responsibility of the author.

All literature quoted in the text must be listed in alphabetical and chronological order of author names at the end of each manuscript. When more than one publication with the same first author(s) is cited the following order alphabetically applies: (a) single author, according to publication dates; (b) same author and one co-author; (c) same author and more than one co-author. Titles of journals must be written in full and references to books should include the place of publication and the publisher. Examples:

Journals.

Marshall, S.M., Nicholls, A.G. & Orr, A.P. (1939): On the growth and feeding of young herring in the Clyde. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 2: 427–455.

Books.

Cushing, D.H. (1981): Fisheries biology, a study in population dynamics, 2nd ed. Madison: University of Wisconsin Press.

Chapters from books.

Weir, B.S. (1990): Intraspecific differentiation. In: Molecular systematics (ed. D.M. Hillis and C. Moritz), pp. 373–410. Sunderland: Sinauer Associates.

Processing.

Manuscripts will be critically reviewed by at least one referee. Subject to suitable review, papers may be selected for publication by the editors. Acceptable papers will be returned to the author for revision and editorial corrections.

Revision.

Revised manuscripts must be returned electronically or on CD. Any Word formats are suitable for text.

Figures.

Figures must be submitted as PC compatible TIFF files. These must be of 300 dpi resolution. All figures should be labelled with a medium weight sans serif font of an appropriate size to result in 8 point type when reduced to a single column width. If figures are in parts, please label A, B, C, D, etc. in top left corner of each part.

Proofs.

The first or corresponding author will receive the proofs, which will be supplied as word or pdf files.

Reprints.

A CD with the final version of the manuscript will be provided to the authors free of charge.

This volume deals exclusively with the results of the
research field trip of the Humboldt-Universität zu Berlin to
the AWI Wattenmeerstation List, Sylt (Germany)

from 02.10. - 12.10.2017

Participants:

Aschenbach, Tina	<tina.aschenbach@web.de>
Becker, Darius	<bekerdar@hu-berlin.de>
Bothe, Adrian	<botheadr@student.hu-berlin.de>
Brunner, Patrick	<patrickbrunner91@gmail.com>
Heinrich, Tina	<tinified@gmail.com>
Heinze, Lea	<heinze.lea@gmx.de>
Hemmerling, Christin	<ch.hemmerling@hotmail.de>
Henze, Larissa	<larissa.henze+proceedings@gmail.com>
Nowatzki, Anja	<nowatzki2215@aol.com>
Sachse, Philipp	<ph.sachse@googlemail.com>
Schlotterbeck, Jasmin	<jasmin.schlotterbeck@gmx.de>
Schubert, Julia	<juliachristinaschubert@gmail.com>
Steinkampf, Diana	<steinkad@hu-berlin.de>
Wiesner, Sabine	<sabine.wiesner@hotmail.de>
Lüter, Carsten	<carsten.lueter@mfn-berlin.de>
Stach, Thomas	<thomas.stach@hu-berlin.de>

Abundanzen benthisch-kalzifizierender Foraminiferen und ausgewählter Diatomeen in verschiedenen Horizonten des Sediments im Eulitoral vor List auf Sylt

Bothe, Adrian; botheadr@student.hu-berlin.de
Nowatzki, Anja; nowatzki2215@aol.com

Abstract

Two different groups of unicellular organisms (diatoms, foraminifers) of the marine benthos in the intertidal of Oddewatt, Sylt were studied with respect to variation of their population density and species composition in different layers of the sediment. Two different types of sediment (coarse sand, fine silt) were investigated. Five species of diatoms were shown to decrease in number with sediment depth while species composition remained similar. Silty sediment had slightly denser populations and a higher diversity of diatoms than sandy sediment.

Foraminifera tests are not very abundant in the coarser sediment with densities of about 30 individuals per cm^3 decreasing with depth. In the finer silt there are almost no tests at the top layer of the benthos, while in 100 mm below the sediment surface we found more than 200 tests per cm^3 .

Einleitung

Diatomeen, oder Kieselalgen (Bacillariophyta) spielen als Primärproduzenten eine bedeutende Rolle in planktischen Ökosystemen. Sie kommen sowohl limnisch, als auch marin vor und bilden eine Schale aus Kieselsäure. Sie besitzen keine lokomotorischen Cilien und werden von der Strömung getrieben. Dabei sinken sie oft auch zu Boden, wo sie im Benthos neben der Meiofauna die Nanoflora bilden. Ein Teil der vorliegenden Arbeit widmet sich der Häufigkeit bzw. Dichte verschiedener Sippen in unterschiedlichen Tiefen innerhalb des Sediments. Da das Sediment Licht schluckt, können keine photosynthetischen Prozesse unterhalb einer bestimmten Tiefe stattfinden. Folglich sollte die Abundanz von Diatomeen mit zunehmender Tiefe im Sediment abnehmen. Neben zwei benthischen Arten werden auch drei verbreitete planktonische Arten untersucht, deren Abundanz im Benthos vermutlich geringer ist als die der primär benthischen Arten.

Im Gegensatz zu Diatomeen besiedelt der Großteil der Foraminiferen keine planktonischen Lebensräume, sondern das Benthos. Es handelt sich bei Foraminiferen um einzellige Organismen, die in ihrer lokalen Ausprägung in der südlichen Nordsee poröse gekammerte Gehäuse aus z.B. Calciumcarbo-

nat sezernieren. Lange Pseudopodien dienen zur Lokomotion, Nährstoffresorption sowie Formgebung des Gehäuses. Durch ihren heterotrophen Energiehaushalt sind sie nicht abhängig von Sonneneinstrahlung, vielmehr wäre zu erwarten, dass sie in verschiedenen Tiefen des Sediments etwa gleich häufig vorkommen.

Der vertikale Gradient der Gehäuseanzahl soll untersucht werden, zudem soll die Größenverteilung in unterschiedlichen Tiefen analysiert werden. Untersuchungen zeigen, dass Foraminiferen artspezifisch in verschiedenen Tiefen des Benthos leben (McCorkle et al., 1997), zudem konnte in Laborexperimenten beobachtet werden, dass Foraminiferen Wanderungsbewegungen in Abhängigkeit von der Sauerstoffsättigung des Sediments aufweisen (Alve & Bernhard, 1995). Methodologisch erfolgt im Rahmen dieser Studie jedoch keine Differenzierung zwischen lebenden Individuen und leeren Gehäusen, sodass keine Aussagen über die Zugehörigkeit bestimmter Taxa zur Epifauna oder Infauna gemacht werden können, lediglich die Abhängigkeit von der Sauerstoffsättigung könnte über die Anzahl der gefundenen Gehäuse in Betracht gezogen werden.

Außerdem soll soweit möglich die taxono-

Tabelle 1: Übersicht über Bezeichnung und Quelle der entnommenen Sedimentproben für die Untersuchung der gewählten Arten von Kieselalgen und Foraminiferen.

ID	Sedimenttyp	Tiefe	Tiefe des Redoxhorizonts	Koordinaten
A-1	Sandwatt	0 mm	71 mm	55°01'26,26"N 8°26'15,87" E
A-2	Sandwatt	50 mm		
A-3	Sandwatt	100 mm		
B-1	Schlickwatt	0 mm	20 mm	55°01'28,46"N 8°26'14,02 E
B-2	Schlickwatt	50 mm		
B-3	Schlickwatt	100 mm		

mische Zusammensetzung der Gehäusefunde bestimmt werden. Gabel (1971) nennt für die Region des Nationalparks Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer *Cribronionion incertum* (akzeptiert als *Criboelphidium incertum* Williamson, Elphidiidae) sowie *Nonion depressulum* (akzeptiert als *Haynesina depressula* Walker & Jacob, Haynesinidae) als dominante Arten mit über 50 % Anteil an der Vergesellschaftung, somit wären viele Gehäuse dieser Taxa zu erwarten.

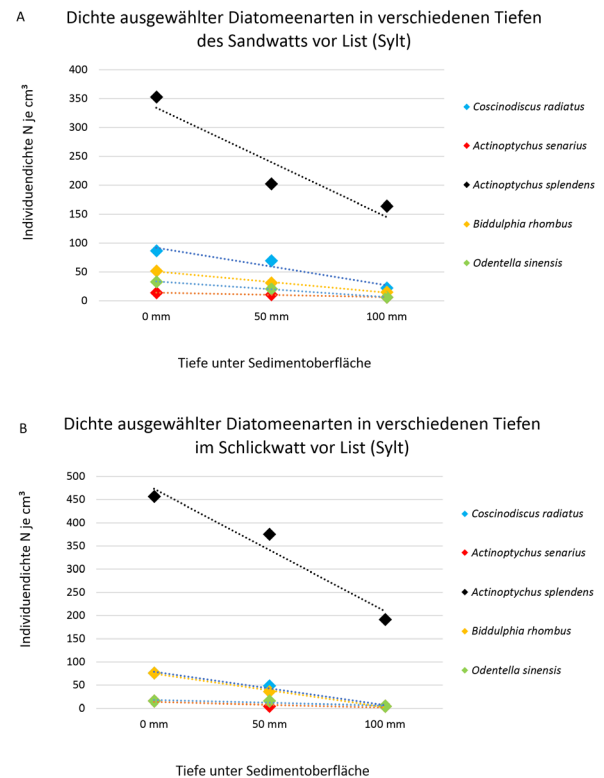


Abb.1. Relative Dichten der fünf verschiedenen Diatomeenarten bezogen auf 1 cm³ Sedimentvolumen der Sieb-Fraktion von 50 µm bis 500 µm für (A) Sand- und (B) Schlickwatt im Vergleich.

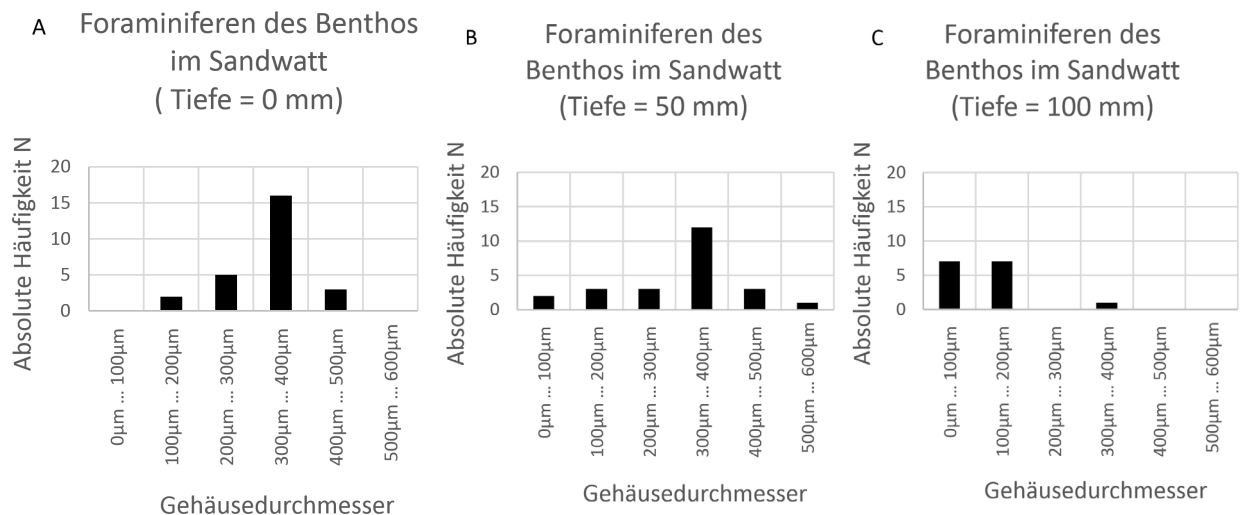


Abb.2. A – C Häufigkeit verschiedener Größenklassen von Foraminiferen-Gehäusen in den verschiedenen Tiefen im Sandwatt: (A) Oberfläche, 0 mm. (B) 50 mm unter der Oberfläche. (C) 100 mm unter der Oberfläche.

Material & Methoden

Proben wurden bei Niedrigwasser im mittleren Eulitoral des Oddewatt bei List auf Sylt gesammelt. Der Untergrund wurde mit einem Spaten geöffnet, anschließend wurden mithilfe eines waagrecht in das Profil eingeführten Strohhalmes je 2 Sedimentproben ($V=1\text{ cm}^3$ im Sandwatt bzw. $V=0,25\text{ cm}^3$ im Schlickwatt) pro Probestelle entnommen. Die Entnahme erfolgte an einem Ort in sandigem sowie in schlickigem Watt und je in Tiefen von 0 mm, 50 mm und 100 mm unter der Sedimentoberfläche. Sofern deutlich sichtbar ausgeprägt, wurde die Tiefe des Redoxhorizonts notiert. Tabelle 1 listet die Sammelorte, entnommene Mengen sowie die Tiefe der Redoxgrenze auf. Im Sandwatt wurden für Probe A-1 die oberen fünf Millimeter des Sediments abgenommen, im Falle des Schlickwatts nur etwa die obersten zwei Millimeter, um trotz der bis fast an die Sedimentoberfläche reichenden Reduktionsschicht eine vollständig oxische Probe zu erhalten.

Die Proben wurden in ein Becherglas ($V=1\text{ L}$) gegeben und mit Meerwasser aus dem Transportröhrchen herausgespült. Je Sedimentprobe wurde etwa zwei Zentimeter hoch Meerwasser dazu gegeben und das Becherglas stark im Kreis geschwenkt, um festklebende Organismen vom Substrat zu lösen. Der Überstand wurde anschließend dekantiert. Dieser Vorgang wurde achtmal wiederholt, zwei weitere Male wurde zum Spülen Süß- statt Meerwasser verwendet (Methode nach Emschermann et al. 1992). Das Dekantat wurde jeweils durch ein Sieb der Porengröße $d = 500\text{ }\mu\text{m}$ gefiltert, um grobe Sandpartikel zu entfernen, sowie durch ein weiteres Sieb der Porengröße $d = 50\text{ }\mu\text{m}$, hauptsächlich um die Organismen zu konzentrieren. Alles unter $50\text{ }\mu\text{m}$ wurde verworfen, die Fraktion über $500\text{ }\mu\text{m}$ wurde im Vorfeld stichprobenartig auf ihre Nanoflora untersucht, jedoch wurden nur vereinzelte Diatomeen gesichtet, sodass auch diese Fraktion

verworfen wurde. Die Fraktion wurde letztlich mit einer meerwassergefüllten Spritzflasche aus dem zweiten Sieb in ein Sammelgefäß überführt, aus dem die Proben für die Mikroskopie entnommen wurden.

Für die Auswertung der Diatomeenflora wurde die Fraktion tropfenweise auf einen Objektträger pipettiert, die Tropfen wurden im Durchlichtmikroskop Leica DM1000 abgerastert und die Individuen gezählt. Anschließend wurde der Tropfen verworfen. Auf diese Weise wurde die ganze Sedimentprobe untersucht. Diatomeen der folgenden Arten wurden gezählt:

Odontella sinensis (Greville) Grunow, 1884,
Biddulphia rhombus (Ehrenberg) W. Smith, 1854,
Coscinodiscus radiatus Ehrenberg, 1840,
Actinopterychus senarius (Ehrenberg) Ehrenberg, 1843,
Actinopterychus splendens (Shadbolt) Ralfs, 1861.

Die Auswertung der Foraminiferenfauna erfolgte entsprechend. Individuen mit spiralförmig gewundenen Gehäuseformen wurden an einem Leica DM6000B mithilfe der Kamera Leica DFC420C und dem Programm Leica Application Suite Version 2.8.1 bei 100- bzw. bei kleinen Arten 200facher Vergrößerung fotografiert und der Durchmesser des Gehäuses (Abb. 6A) über einen zuvor ermittelten Umrechnungsfaktor zwischen Pixeln und μm aus den Fotos ermittelt. Die Bestimmung der Arten erfolgte nach Gabel (1971) und Hayward et al. (2017).

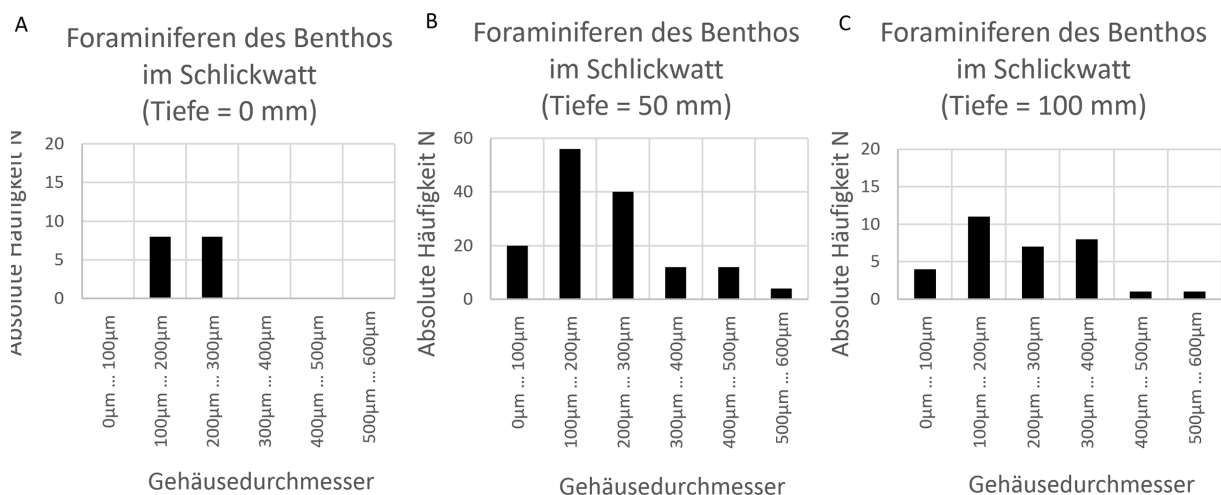


Abb.3. A – C Häufigkeit verschiedener Größenklassen von Foraminiferen-Gehäusen in den verschiedenen Tiefen im Schlickwatt: (A) Oberfläche, 0 mm. (B) 50 mm unter der Oberfläche. (C) 100 mm unter der Oberfläche.

Ergebnisse

Lebende Individuen der fünf verschiedenen Arten (Beispielfotos siehe Abb. 5) von Diatomeen wurden im Benthos des Wattenmeeres in Sedimentproben gezählt. Die Unterscheidung lebender Kieselalgen und leerer Schalen erfolgte nach dem Auftreten von Chloroplasten. Fehlten diese, wurde ein Individuum nicht gezählt. Es zeigte sich sowohl beim Sand-, als auch beim Schlickwatt eine deutliche Abnahme der Individuenzahl je Probe in den tieferen Schichten des Sediments (Abb. 1). *A. splendens* war in den untersuchten Proben die häufigste Art, die vier übrigen Arten waren vergleichsweise gering repräsentiert. Die Dichten aller fünf untersuchten Arten nehmen mit zunehmender Tiefe im Sediment ab. Zudem ist zu erkennen, dass im Schlick geringfügig höhere Dichten ermittelt wurden. Zur Auswertung der Foraminiferenfauna wurde aufgrund technischer Einschränkungen keine Unterscheidung lebender und toter Gehäuse getätigt. Als eindeutig lebendig hat sich lediglich ein Individuum aus der oberflächenschicht des Schlickwatts erwiesen, das an der Plasmaströmung in den ausgestreckten Pseudopodien eindeutig als lebendig zu identifizieren war (Abb. 6B). Die Dichte der Foraminiferen im Sandwatt nimmt mit zunehmender Tiefe leicht ab, ist jedoch generell relativ gering. In 100 mm Tiefe gehören 14

von 16 gefundenen Gehäusen der Gattung *Trochammonia* an (Abb. 6D), während in flacheren Sedimentschichten Gehäuse der Familien Elphidiidae (z.B. *Cribronion* sp.) und Haynesinidae (z.B. *Haynesina depressula*, Abb. 6C) bis über 90 % der gesamten Foraminiferenfauna ausmachen. In tieferen Schichten des Sandwatts wurden vermehrt kleinere Gehäuse gefunden, während die Anzahl großer Gehäuse mit zunehmender Tiefe sinkt (Abb. 2). Vertreter der Elphidiidae und ähnliche Arten erreichen durchschnittlich über 300 μm im Durchmesser, während *Trochammina*-Gehäuse Durchmesser von durchschnittlich etwa 100 μm besitzen, die Größenverteilung spiegelt demnach auch die veränderte Artenverteilung wieder.

Im Schlickwatt zeigt sich ein gänzlich anderes Bild. An der Oberfläche des Sediments sind kaum Gehäuse zu finden (Abb. 4), hingegen im etwas tieferen Schlick finden sich sehr hohe Dichten von Gehäusen, darunter oft auch juvenile Gehäuse mit wenigen Kammern. Die Verteilung der Gehäusegrößen ist verhältnismäßig ausgewogen, außer in der individuenarmen Oberflächenprobe B-1 sind Gehäuse aller Größenklassen vertreten, zudem ist mit zunehmender Tiefe kein eindeutiger Gradient zu beobachten (Abb. 3). Zusätzlich ist im Schlickwatt in einer Tiefe von 100 mm oftmals eine dunkle bis vollständig schwarze oder schwarz-glänzende Färbung der Gehäuse zu vermerken, sodass das Erkennen der Gehäuse unter Umständen schwerfällt.

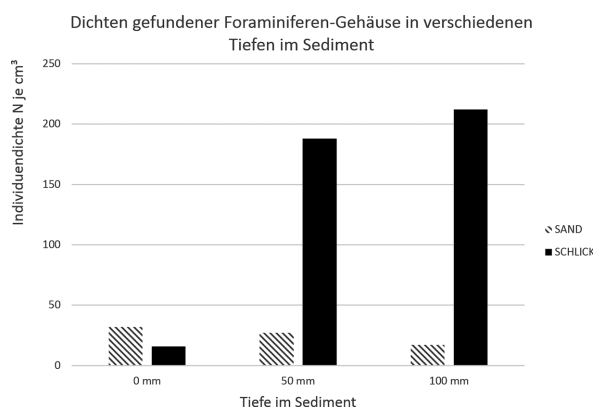


Abb.4. Auftragung der gezählten Gehäuse von Foraminiferen in einem Kubikzentimeter bzw. im Fall vom Schlick hochgerechnet auf einen Kubikzentimeter auf Basis der Anzahl in 0,25 cm³ Sediment.

Diskussion

Entgegen der anfänglichen Vermutung, dass Kieselalgen nur in den lichtreichen oberen Schichten des Sediments vorkämen, sind auch noch in 100 mm Tiefe in Sand und Schlick intakte Diatomeen mit sichtbaren Chloroplasten zu finden, obwohl durch den Mangel an Lichtenergie die Produktivität der Zellen enorm gesenkt wird. Offenbar sind die Kieselalgen des marinen Benthos in der Lage, auch in völliger Dunkelheit in den Tiefen des Sediments zu überleben. Lewin (1953) beschreibt etwa die Fähigkeit mancher Kieselalgen, sich von gelöster Glucose heterotroph zu ernähren.

Die leicht unterschiedlichen Individuendichten zwischen Sand- und Schlickwatt ließen sich, trotzdem die Zahlen aufgrund des geringen Probenumfangs nicht repräsentativ sind, durch den höheren Wassergehalt des Schlicks erklären, da gerade die oberste Schicht im Sandwatt während des Niedrigwassers der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt ist. Aufgrund der geringen Stichprobenanzahl lässt sich davon ausgehen, dass die auf einen cm³ hochgerechneten Werte für das Schlickwatt stärker fehlerbehaftet und nicht ausreichend repräsentativ sind, um tatsächlich höhere Populationsdichten zu postulieren, jedoch ist die beobachtete höhere Diversität der Nanoflora im Schlick eventuell dadurch zu erklären.

Die Dominanz von *A. splendens* gegenüber den übrigen Arten, auch der nahe verwandten Art *A. senarius* deckt sich mit den Aussagen von Hoppenrath et al. (2009), wonach *A. splendens* im Meer um Sylt besonders während der Monate Februar, März und Oktober häufig ist. Die Arten *C. radiatus*, *O. sinensis* und *B. rhombus*, die allesamt in den Proben geringe Individuendichten aufwiesen, gehören der planktonischen Nanoflora an. Bei den im Benthos gefundenen Individuen handelt es sich demnach um abgesunkene planktonische Kieselalgen, wodurch sich deren geringere Abundanz erklären ließe. Die Populationen der benthischen *A. senarius* unterliegen einer saisonalen Schwankung, sodass im November die größten Dichten erreicht werden, den Rest des Jahres ist *A. senarius* nicht dominant vertreten (Gätje & Reise 1998).

Die Verteilung der Foraminiferen lässt zunächst keine allgemeinen Schlussfolgerungen

zu, da zwischen lebenden Individuen und den Gehäusen abgestorbener Foraminiferen ohne Färbung nur ausnahmsweise unterschieden werden kann. Eine denkbare Wanderung zwischen den Schichten während der Ontogenese, um etwa während der Juvenilstadien vor Austrocknung oder Prädation geschützt zu sein, lässt sich anhand der vorliegenden Daten zunächst nicht untermauern, da zumindest im Sandwatt die kleinen Schalen in den tieferen Schichten eindeutig zu anderen Arten gehören als die deutlich größeren Arten des flacheren Sediments. Unter Zuhilfenahme von Plasmafarbstoffen wie Bengalrosa ließe sich die Auswertung auf lebendige Zellen beschränken und die Aussage von einer reinitaphonomischen auf eine ökologische ausweiten, sodass zwischen Arten der Epifauna und Infauna differenziert werden kann. Aufgrund dieser grundsätzlichen Mängel lässt sich folglich nicht beschließen, wie hoch die Zahl lebender Foraminiferen im Sediment tatsächlich ist, die Ergebnisse sind ein unbestimmbares Integral über die Zeit. Dennoch kann anhand der großen Mehrheit gefundener Gehäuse von Vertretern der Elphidiidae und Haynesinidae davon ausgegangen werden, dass solche Arten im Gebiet dominant sind.

Trotz der Ungenauigkeit durch die zeitliche Integration und den geringen Stichprobenumfang wird deutlich, dass die Verteilung im nur wenige Dutzend Meter entfernten Schlickwatt ein anderes Bild zeichnet. Womöglich herrschen hier durch den hohen Gehalt an organischer Substanz für diese Einzeller bessere Lebensbedingungen als im Sandwatt. Durch den Eintrag fremden organischen Materials aus dem Plankton reichern sich Nährstoffe im Benthos an (Elliot et al. 1998). Nach Jorissen et al. (1992) ist der organische Gehalt des Sediments erst ab ausreichender Sauerstoffsättigung limitierend für vertikale Verteilungsmuster der Foraminiferenspezies. In tieferen Schichten des Schlickwatts ist der Sauerstoffgehalt drastisch erniedrigt. Die folglich zu erwartenden niedrigen Dichten der Mikrofauna stehen offenbar im Widerspruch mit der beobachteten hohen Anzahl an Gehäusen. Aufgrund der allgemein defizitären Datenlage muss an dieser Stelle jedoch Abstand davon genommen werden, eine Erklärung für diese Diskrepanz zu suchen.

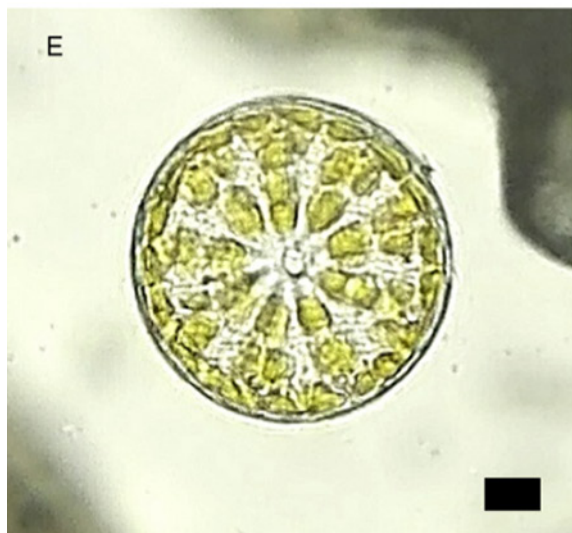
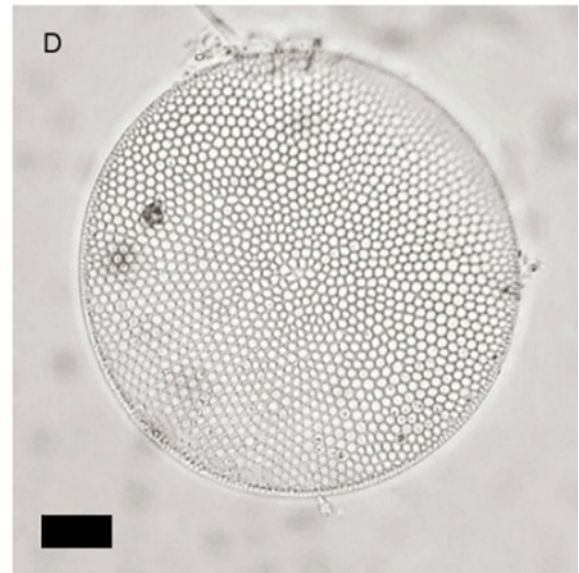
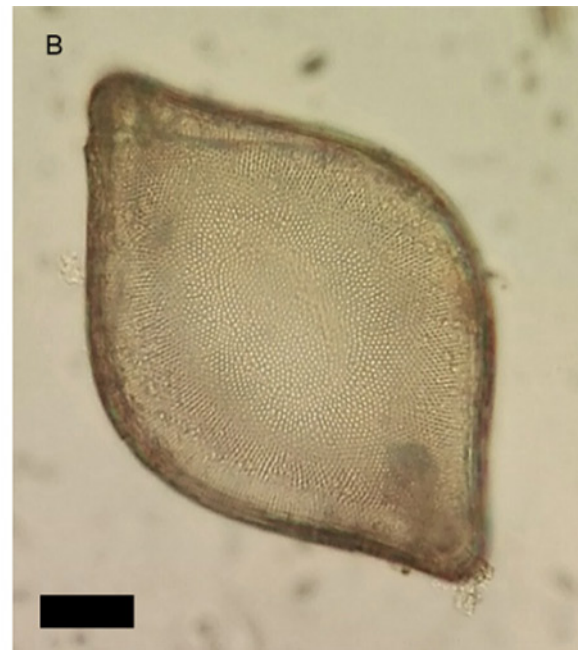


Abb.5. Diatomeen. Alle Maßstabsbalken $L = 20 \mu\text{m}$.
A *Odontella sinensis* (Greville) Grunow 1884. B *Biddulphia rhombus* (Ehrenberg) W. Smith 1854. C *Actinoptychus senarius* (Ehrenberg) Ehrenberg 1843. D *Coscinodiscus radiatus* Ehrenberg 1840. E *Actinoptychus splendens* (Shadbolt) Ralfs.

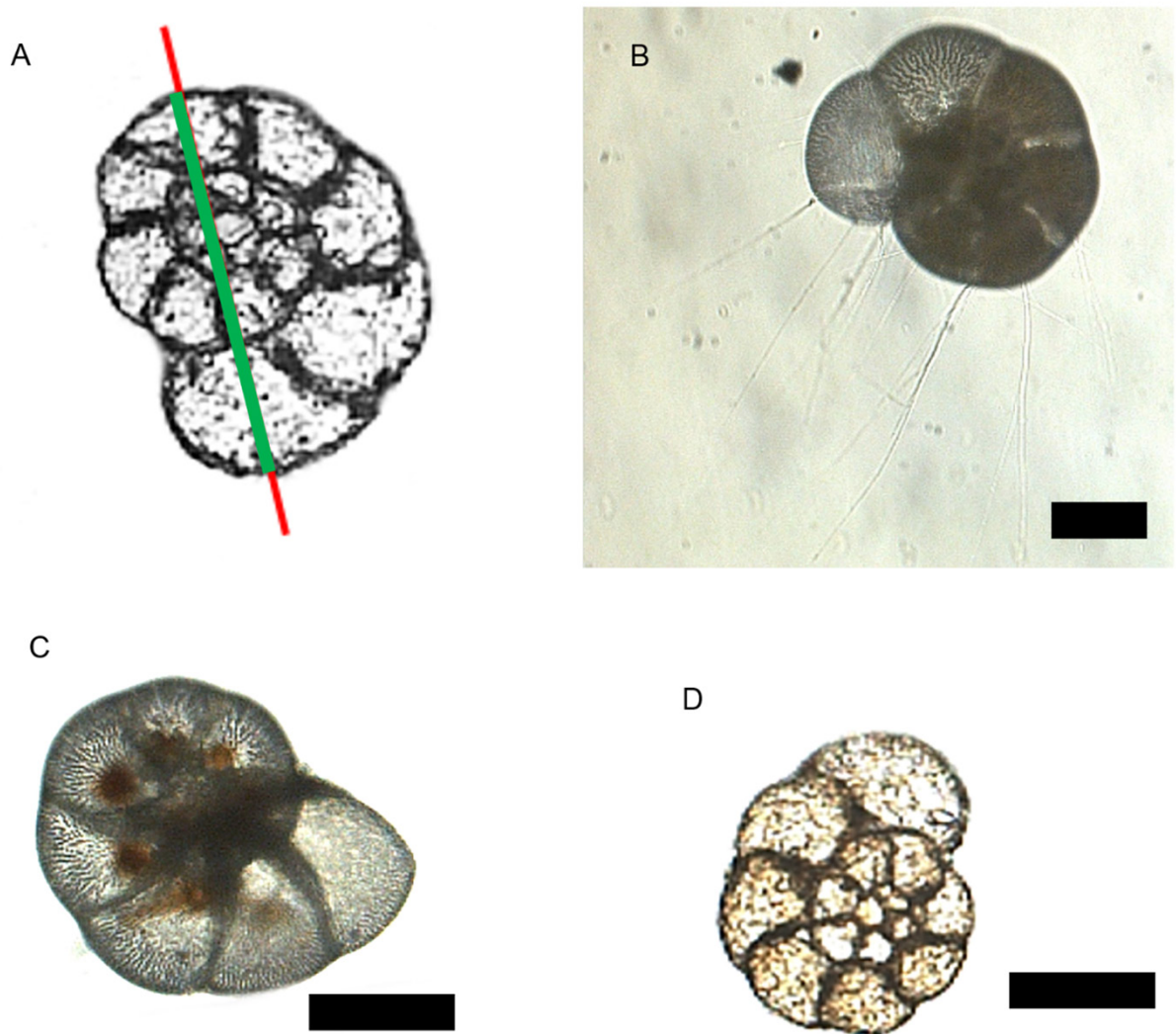


Abb.6. Foraminiferen. A Schema der Längenmessung. Grün: ermittelter Durchmesser. Gemessen wurde vom Berührungspunkt der lateralen Tangente an der jüngsten Kammer vorbei an der näher an der jüngsten Kammer gelegenen („anterioren“) Seite des Umbilicus des Gehäuses. B Lebendes Individuum einer Haynesinidae mit ausgestreckten Pseudopodien. Maßstabsbalken 100 μm . C *Haynesina depressula*, einer der häufigsten Arten in den untersuchten Proben. Maßstabsbalken 100 μm . D Gehäuse von *Trochammina* sp. Maßstabsbalken 50 μm . In der tieferen Schicht des Sandwatts finden sich fast ausschließlich Gehäuse dieser winzigen Gattung.

Literatur

- Alve, E.; Bernhard, J.M. (1995). **Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mecosm.** Marine Ecology Progress Series 116, 137-151
- Elliot, M.; Nedwell, S.; Jones, N.V.; Read, S.J.; Cutts, N.D.; Hemingway, K.L. (1998). **Intertidal sand and mudflats and subtidal mobile sandbanks.** <http://www.ukmarinesac.org.uk/pdfs/sandmud.pdf>, aufgerufen am 11.10.2017 um 17:45.
- Emschermann, P.; Hoffrichter, O.; Körner, H.; Zissler, D. (1992). **Meeresbiologische Exkursion.** Gustav Fischer Verlag; Stuttgart/Jena/New York
- Gabel, B. (1971). **Die Foraminiferen der Nordsee.** Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 22, 1-65
- Gätje, C.; Reise, K. (1998). **Ökosystem Wattenmeer: Austausch-, Transport- und Stoffumwandlungsprozesse.** Springer-Verlag; Berlin/Heidelberg/New York
- Hayward, B.W.; Le Coze, F.; Gross, O. (2017). **World Foraminifera Database.** <http://www.marine-species.org/foraminifera>, aufgerufen am 9.10.2017 um 18:30.
- Hoppenrath, M.; Elbrächter, M.; Drebes, G. (2009). **Marine Phytoplankton.** E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart
- Jorissen, F.J.; Barmawidjaja, D.M.; Puskarix, S.; van der Zwaan, G.J. (1992). **Vertical distribution of benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea: The relation with the organic flux.** Marine Micropaleontology 19(1-2), 131-146
- Lewin, J.C. (1953). **Heterotrophy in Diatoms.** Journal of General Microbiology 9, 305-313
- McCorkle, D.C.; Corliss, B.H.; Farnham, C.A. (1997). **Vertical distributions and stable isotopic compositions of live (stained) benthic foraminifera from the North Carolina and California continental margins.** Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 44(6), 983-1024

Habitat preferences of juvenile and adult *Carcinus maenas* (L., 1758) under laboratory conditions

Schlotterbeck, Jasmin; jasmin.schlotterbeck@gmx.de
Henze, Larissa; larissa.henze+proceedings@gmail.com

Sammfattning

Europeiska strandkrabban *Carcinus maenas* av vadehavet lever i ett varierat utbud av habitaten. Den är mycket anpassningsbar till olika miljöer där de väljer strukturer som erbjuder skydd mot predatorer. Dessa val av habitat påverkas också av individens ålder. Habitater som innehåller musslor och stenar fungerar som tillflyktsort och väljs oftare av juvenila krabbor. Detta har bekräftats under laboratorieförhållanden.

Abstract

The european shore crab *Carcinus maenas* of the Wadden Sea lives in a diverse range of habitats. It is highly adaptable to different environments where it chooses structures that offer protection from predators. Its choice of habitat is also influenced by the age of the specimen. Habitats that contain mussels and rocks function as a refuge and are chosen more often by juvenile crabs. This has been confirmed under laboratory conditions.

Introduction

The european shore crab *Carcinus maenas* is an ubiquitous organism in the Wadden Sea, native to Europe and northern Africa. It has been widely introduced to shores all around the world as an invasive species. It can be encountered in a diverse range of habitats: hard substrates of the outer coast, hard and soft substrates in protected embayments, as well as sheltered areas such as rocky intertidal, unvegetated intertidal, subtidal mud and sand, saltmarshes and seagrasses. (Klassen & Locke, 2007) Its wide range of distribution and habitats indicates that *C. maenas* is highly adaptable to changing conditions.

Juvenile crabs not only seem to cover themselves with seagrass, as adults do, but also hide

near rocks and shell hash in the intertidal zone (Jensen et al., 2002). In Sylt, Thiel and Dernelde (1994) observed a drastic increase of juvenile shore crabs after the addition of shell to beach. It has been suggested, that the increase in mussel culturing and therefore higher abundance of mussel clumps on the tidal flats of the Wadden Sea improved the habitat availability for *C. maenas* juveniles. The mussel clumps serve as shelters and stabilise the population of juvenile crabs during autumn. On bare tidal flats, the number of young crabs decreased substantially (Thiel & Dernelde, 1994).

Our aim was to examine whether differences in habitat preferences of juvenile and adult crabs in the wild can be observed as different choices under laboratory conditions and to determine how individual factors influence the behaviour.

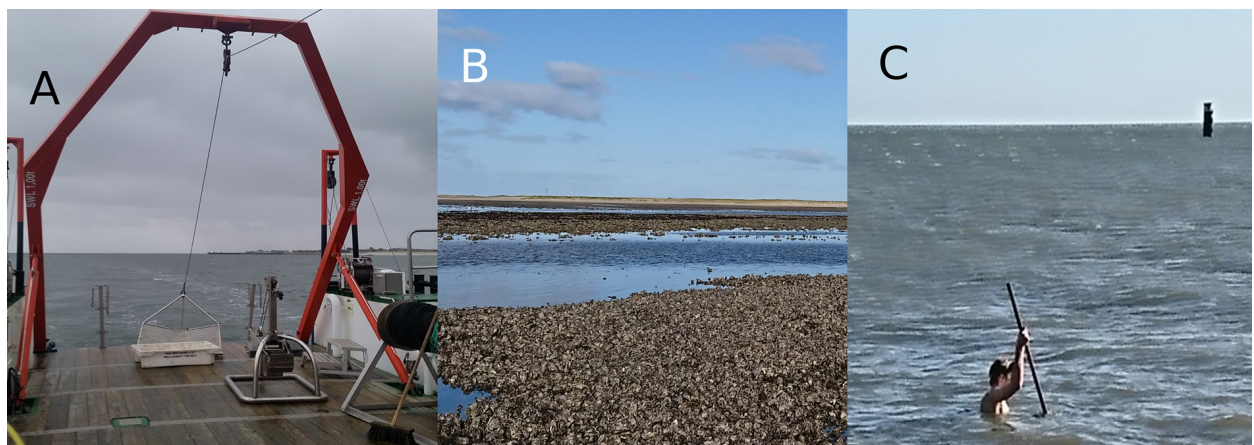


Fig.1. Sampling sites of *C. maenas*. A) Depicting the Dredge net of the MYA II. B) The local oyster bed at List. C) Sampling the Sylter Beach in front of “Naturgewalten”.

Material and Methods

Habitat preference experiments were conducted on two consecutive days in October 2017 in Sylt/Germany. *Carcinus maenas* individuals were collected at three different sites over the course of five days. Firstly, using a dredge on board the “Mya II” in the Wadden Sea of Sylt (04.10. 2017) (Fig. 1A), secondly, during low tide at the oyster bank in List/Sylt (08.10.2017) (Fig. 1B) and lastly, using a dip net during high tide on the local beach in front of “Erlebnisswelten Naturgewalten/List/Sylt (06.10.2017) (Fig. 1C). In order to compare the specimens’s behaviour according to their age three size categories were determined: small ($\leq 3,5$ cm), medium ($>3,5 \leq 4,5$ cm) and large ($>4,5$ cm). By measuring the carapace width point-to-point (Klassen, 2017) (Fig. 2) crabs were allocated to size categories and kept in dark grey storage boxes with flow through seawater until tested. The experiments were conducted in transparent plastic boxes with the dimensions of 44 cm x 23.5 cm x 26 cm in height. The boxes were filled with seawater to a height of 10 cm. In total, four different experimental settings were tested. To prevent distraction of the crabs from outside and create similar lighting conditions, the boxes were separated by white plastic containers. The negative control was performed in an empty box with two identical sides to identify potential bias due to side preferences other than the variable parameters (Fig. 3A). For a colour preference test, a dark and a light surface was offered (Fig. 3B). In the third setting, specimens were offered the choice between an empty side and a side with two large oyster shells to test for the preference for shelter. The oyster shells were cleaned and boiled beforehand for five minutes to eliminate any residues of mussel flesh or other edible material hence interesting material for the crab, which could bias the side choice (Fig. 3C). To test preferences for surface structures a sand-filled box without water was used (Fig. 3D).



Fig. 2. *Carcinus maenas*. The white line indicates the width measured to determine the carapace size.

Sand was compared to an empty sand-coloured surface to exclude influences of colour. In this experimental setting, digging behaviour was observed qualitatively. The crab showed “digging” behaviour, if it buried its pleon in the sand.

The amount of time spent at each side of every experiment was measured quantitatively for five minutes, using stopwatches and a timer. Individuals were transferred to the test box using a small plastic container and placed randomly on the middle line of the testing area. The first 60 seconds were not observed to let the specimen adjust to the new environment. For the following 300 s only the time spent on the right side of the box was measured. As the criterion for the whereabouts of the crab, the location of its right eye was used. Overall, 36 *C. maenas* were tested in groups of 12 per size category.

To eliminate sources of errors, each crab was tested in each experimental setting. Also, the sequences of settings were rotated in case of changes in behaviour due to exhaustion or long-term stress. For consistency, one crab was handled by one experimentator at all experimental settings and each experimentator handled half of the total sampling population. Also, the crabs were rotated by age group to diminish influences of lighting conditions at different times of day.

In this study, *Carcinus maenas* were tested in behavioural experiments. Since the animals used for this study were captured on different days, bias due to different levels of long-term stress has to be taken into account. However, we aimed to prevent our experiment from internal and external bias as much as possible.

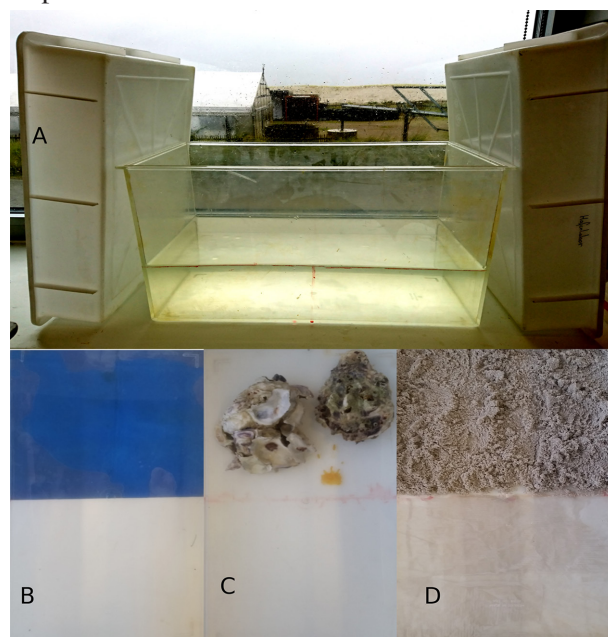


Fig. 3. Study design. A) The negative control. Surrounding the testing box are two white plastic boxes to act as a barrier

Results

Carcinus maenas was given a choice of habitats in four different experimental settings. In the control setting, the 36 specimen did not show a preference for either left or right side. On each side, crabs spent on average about 150 s (left: 147 s, right: 152 s). The standard error of the mean (SEM) was 10 s (Fig. 4).

The colour preference experiment revealed a slight tendency to favour the darker side of the testing area. Here, on average 187 s were spent compared to 121 s on the brighter side. Again, the SEM was 10 s. Crabs preferred the darker area and SEM error bars did not overlap comparing results for bright and dark surfaces. An even more prominent preference for one side of the testing area was observed in the “no shelter / shelter” experiment. Here, the average time spent on the empty side was $56 \text{ s} \pm 13 \text{ s}$ whereas *C. maenas* spent on average $243 \text{ s} \pm 13 \text{ s}$ on the oyster side.

The smooth to rough surface test revealed a strong tendency for the sandy side. Crabs spent an average time of $257 \text{ s} \pm 15 \text{ s}$ on the sand, whereas the mean time spent on the sand coloured, yet smooth surface was $41 \text{ s} \pm 15 \text{ s}$. Considering the three size categories of shore crabs, some difference in habitat preference could be observed (S1. see attachment for detailed results.) The control experiment did not show a leaning towards one specific side in any of the tested crab sizes (retention time of small crabs $134 \text{ s} : 166 \text{ s} \pm 16 \text{ s}$ on left and right side respectively).

There was no preferred side in the colour preference experiment in small crabs (average retention time on dark surface $142 \text{ s} : 158 \text{ s} \pm 17 \text{ s}$). However, both medium and large sized crabs did prefer the dark side of the testing box (64 % in medium sized crabs and 61 % of large crabs). Here, only the small crabs did not respond positively to the darker surface. For the shelter preference a dominant preference

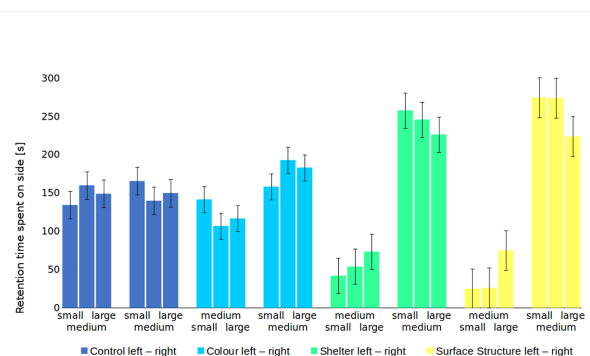


Fig. 4. Average time spent on left or right side of each experiment for each size category. Notably, all groups do not lean towards either of the control sides. Furthermore, all groups of crabs highly prefer the sheltered mussel side (Fig. 3C) respectively the sandy side (Fig. 3D) to the empty side.

rence for both the oyster side and the sandy side was observed in all groups.

In total, small crabs stayed on the oyster side of the shelter preference test for about 86 % of the time (mean duration on oyster side $258 \text{ s} \pm 20 \text{ s}$).

Medium sized crabs showed an average retention time of 82 %, compared to large crabs who spend only 76 % of the time amongst the oyster.

On the sandy surface, the small crabs stayed for 92 % of the time or $275 \text{ s} \pm 19 \text{ s}$.

A similar pattern was observed within the medium sized crabs who explored the oyster side for 76 % of their time.

For the surface structure test, a preference for the sandy side was observed in all tested crab sizes. Notably, the small crabs showed a higher tendency to select the sandy side than the medium and large crabs. They occupied the sandy side in 92 %, 91 %, and 75 % of the cases respectively. Furthermore, the interaction with sand was registered.

While all 12 small crabs showed burying behavior immediately upon being placed in the aquarium, only 80 % (ten of 12 crabs) of the medium sized crabs did so and even fewer of the large crabs. Here, only six of 12 crabs buried themselves in the sand (Fig. 5).

and create as similar conditions as possible on both sides.

B) The colour preference test. A dark blue microfiber tissue under one side (the right) of the box results in a dark side.
C) The shelter preference test. Two oysters provide shelter. D) The surface structure test. One half of the testing box is covered with sand and can be used by the crabs to burrow themselves.

Discussion

This study investigated the behaviour of a total of 36 *Carcinus maenas* crabs in four different experimental settings. As a very common and highly invasive species, the habitat preference of *C. maenas* is a cornerstone to further understand the success of this crustacean. Also, we wanted to understand whether juveniles and adults differ in their behaviour.

As the age of *C. maenas* correlates with the carapace's width, we determined three groups with an average carapace width of 3,0 cm (small), 4,0 cm (medium) and 5,4 cm (large).

The body size of *C. maenas* increases by 20–33 % per moult. It takes about ten moults to grow to a carapace width of 2.0 cm in the first year. After the first year, the shore crab moults more than once per year although the rate decreases as the crab reaches maturity to about once a year. (MarLIN, 2006). The lifespan of *Carcinus maenas* is about 5–7 years in Europe.

In the experiments all 36 crabs showed a similar behaviour. The negative control revealed no tendency to either one of the two sides of the box. We therefore conclude that there is no specific bias to neither left nor right side (Fig.4).

As a result, the outcome of the three other behavioural experiments is unbiased by the position of the “sides” of each test.

Interestingly, we did observe some behavioural differences between small, medium and large crabs. Although all crabs showed a tendency for the dark side, small crabs spend nearly as much time here as on the bright side.

A very prominent difference occurred when comparing the shelter behaviour in all three

groups. Although each group preferred the sheltered side with oysters, the largest crabs did so the least. We suspect, that the large and therefore oldest and strongest crabs are not as dependent on the safety offered by a shelter as the smaller crabs are. Larger adult crabs leave this intertidal habitat to avoid the higher risk of physiological stress caused by fluctuations of temperature and salinity. Smaller, younger crabs cope with these changing abiotic factors since the danger of predation by adult shore crabs, shrimps and fish is diminished here (Thiel & Dernelle, 1994).

Similarly, in the percentage of “digging behaviour” a clear trend was notable. While all small crabs dugged themselves in, only half of the large crabs did. This is not due to too little sand in the testing box, because some of the large crabs did dig themselves in. We therefore conclude, that the larger crabs are less vulnerable to predation and do not need to hide as well as smaller *Carcinus maenas* need to.

Supportingly, when collecting the crabs from the oyster Bank of Odde Watt, we found larger crabs in a higher abundance than small crabs. More often, the large crabs were found on sandy ground with no to few sheltered space in the immediate vicinity.

Since we encountered the invasive species *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1853) in the same habitat as *C. maenas* it seems likely that the two species compete for a similar ecological niche. This competition is especially prominent in young *C. maenas* due to the smaller size of *H. sanguineus*. Studies show that adults of the asian shore crab drive out exclude nearly all juvenile *C. maenas* of a similar size from shelters such as mussel shells and rocks. These competitive interactions could limit the distribution and impact as an invasive species of the shore crab since it may lead to its displacement from its favoured habitats. This could lead to an increased risk of predation and decreased access to food. As a result, a bottleneck to population growth could be generated (Jensen et al. 2002). Therefore, as a subsequent study, it would be interesting to also investigate the behaviour of *Hemigrapsus sanguineus* under the same conditions as we did.

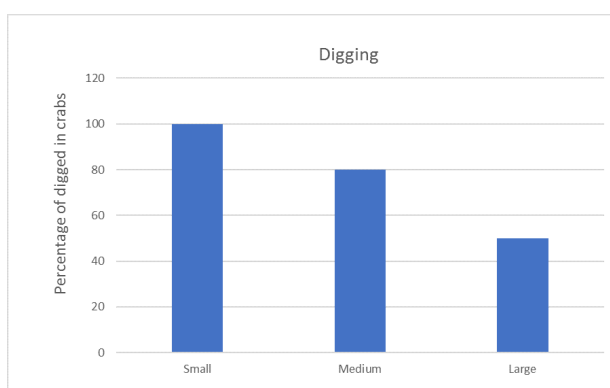


Fig. 5. Digging behaviour of small, medium and large *C. maenas* in percent. Per group, 12 crabs of both sexes were tested.

References

- Jensen, G. C., McDonald P. S. & Armstrong D. A. (2002): **East meets west: competitive interactions between green crab *Carcinus maenas*, and native and introduced shore crab *Hemigrapsus* spp.** Marine Ecology Progress Series, 225: 251-262.
- Klassen, G. & Locke, A. (2007): **A biological synopsis of the European green crab, *Carcinus maenas*.** Canadian Manuscript Report Fisheries and Aquatic Sciences, 2818: vii+75pp.
- MarLIN, 2006. **BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network.** Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom.
- Thiel, M. & Darnedde, T. (1994): **Recruitment of shore crabs *Carcinus maenas* on tidal flats: mussel clumps as an important refuge for juveniles.** Helgoländer Meeresuntersuchungen, 48: 321-332.

Supplementary Material

S1: Complete data set for the behaviour of *C. maenas* observed during the different experimental settings, separated by age group and pooled.

Size		Standard Error of the Mean	Average	Absolute time [s]	%	Standard Deviation
small	Control left	16	134	1612	0,45	56
	Control right		166	1988	0,55	56
				3600		
	Bright	17	142	1700	0,47	
	Dark		158	1900	0,53	59
				3600		59
	Empty	20	42	505	0,14	
	Oyster		258	3095	0,86	
				3600		68
	Empty	19	25	302	0,08	68
	Sand		275	3298	0,92	
				3600		
medium	Control left	21	160	1920	0,53	73
	Control right		140	1680	0,47	73
				3600		
	Bright	15	107	1284	0,36	53
	Dark		193	2316	0,64	53
				3600		
	Empty	24	54	648	0,18	85
	Oyster		246	2952	0,82	85
				3600		
	Empty	25	26	313	0,09	86
	Sand		274	3287	0,91	86
			9	3600		
large	Control left	17	150	1795	0,50	61
	Control right		150	1805	0,50	61
				3600		
	Bright	20	117	1401	0,39	68
	Dark		183	2199	0,61	68
				3600		
	Empty	26	74	882	0,25	90
	Oyster		227	2718	0,76	90
				3600		
	Empty	33	75	904	0,25	116
	Sand		225	2696	0,75	116
				3600		
all sizes	Control left	10	156	5621	0,49	61
	Control right		161	5779	0,51	61
				11400		
	Bright	10	386	4634	0,41	59
	Dark		564	6766	0,59	59
				11400		
	Empty	13	178	2131	0,19	78
	Oyster		772	9269	0,81	78
				11400		
	Empty	15	131	1570	0,14	90
	Sand		819	9830	0,86	90
				11400		

Reconstruction of shell patterns using deterministic continuous mathematical models

Brunner, Patrick; patrickbrunner91@gmail.com
Heinze, Lea; heinze.lea@gmx.de

Abstract

Two deterministic reaction-diffusion models are introduced to simulate a general molecular mechanism, which can produce a variety of different pigmentation patterns on the shells of molluscs. We focused on the reconstruction of patterns observed on the surface of shells collected in the Wadden Sea of Northern Germany, which include horizontal and vertical stripes, as well as oblique lines and dots. The patterns were analyzed in respect to their parameter sensitivity and varying initial conditions. We show that the models have high potential to reproduce very different patterns with only modest changes in the parameters. Such theoretical approaches can be used to understand the mechanisms involved in pigmentation.

Introduction

Certain molluscan taxa are able to form a wide variety of patterns on their shells. These patterns can either be formed by different pigmentation or by an alternating thickness of the shell. Those traits are achieved by secretion of molecules such as proteins along the growth-line of the mantle (Weiner & Traub, 1984). The biological use of pigmentation patterns has not been fully understood, if there is any. Some animals which form very vivid colors on their shells live burrowed in the sand or are only active at night. While it is not clear what use those colors might have, the different thicknesses which lead to a relief-like structure on the shell can for example increase friction on the sand while burrowing (Seilacher, 1972).

Since only the mantle cells form the shell, the

whole shell can be understood as a time-space-plot of the secretion of pigments. While the space reflects the activity of each mantle cell during the formation of the shell, the time can be understood as the growing cycles of the shell.

Several attempts to model those activities have been made (Meinhardt & Klingler, 1987); Madzvamuse et al., 2001) using a reaction-diffusion mechanism. We sought to investigate the use of those very general and simplified models and reproduce the patterns shown by Meinhardt & Klingler (1987) using numerical solutions to the presented partial differential equations.

Furthermore we compare the theoretically constructed patterns with those found in real shells collected from the shore in List (Germany) to validate the model.

Material and Methods

Shell collection

Shells were collected in the Wadden Sea of Sylt, on the beach in front of the Alfred Wegener Institute (AWI) in List between the 6th and 8th of October 2017. Shells were collected without distinguishing between mud or sand flats and only in regards to their shell patterns. Shells of mussels and snails have been collected with no respect to their taxa but only based on their colored shell pattern. 11 different species could be collected and identified (see Table 1 in Supplemental Material). Observed patterns include horizontal and vertical stripes, oblique lines, dots or any combination of those features. It should be mentioned that the same

taxon can have varying patterns or colors. These representative patterns are used to be compared to the modelled patterns.

Mathematical model

To comprehend the molecular principles guiding pattern formation during shell growth, we used a published model of Meinhardt & Klingler (1987). The author proposed two slightly different mechanisms which are thought to explain the most common patterns on mussel and snail shells. Both models are

reaction-diffusion models, meaning that the system is characterized by two compounds whose concentration is influenced by their diffusion and biochemical reactions with at least one compound coloring the shell surface. Therefore, the concentration of the compounds a and b depend on their spatial position and the time point of measurement: $a(x,t)$, $b(x,t)$. Knowledge of these functions would fully explain the observed shell pattern.

To formulate the functions $a(x,t)$ and $b(x,t)$, the model uses partial differential equations (pde). Such formalisms are used when the functions of interest, $a(x,t)$ and $b(x,t)$, are unknown, but an explicit formulation of the derivative of a and b can be found. By solving the equation which describes the derivative of a and b , the functions $a(x,t)$ and $b(x,t)$ can be found. The following pde describes the activator-substrate model, published by Meinhardt & Klingler (1987).

$$\begin{aligned}\frac{\partial a}{\partial t} &= \rho s a^* - \mu a + D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} \\ \frac{\partial s}{\partial t} &= \sigma - \rho s a^* - \nu s + D_s \frac{\partial^2 s}{\partial x^2}\end{aligned}$$

In these pde, the temporal change of activator a and substrate s depend both on their spatial diffusion, described by the diffusion constants D_a and D_s . Furthermore, both substances are decayed, which is influenced by their decay rate μ and ν , and the substrate s is produced with rate σ . Additionally, a increases due to its autocatalytic reaction a^* , which is defined by:

$$a^* = \frac{a^2}{1 + a^2 \kappa} + \rho_0$$

In this, κ limits the influence of autocatalysis to a value of $a^* \approx \rho_0$ if κ is very high. ρ_0 is a value for the production rate of the activator. In general, the factor ρ determines the influence of the autocatalysis on the

change of a . The model also describes, that substrate s is needed for autocatalysis and at the same time consumed during this process.

In contrast to that, the activator-inhibitor model, also published by Meinhardt & Klingler (1987), is defined in the follow

$$\begin{aligned}\frac{\partial a}{\partial t} &= \frac{\rho a^*}{h} - \mu a + D_a \frac{\partial^2 a}{\partial x^2} \\ \frac{\partial h}{\partial t} &= \sigma + \rho a^* - \nu h + D_h \frac{\partial^2 h}{\partial x^2}\end{aligned}$$

It can be easily seen that these equations are nearly equal to the activator-substrate model, with the same diffusion constants D_a and D_h , decay rates μ and ν , constant inhibitor production σ , autocatalysis a^* , and the factor ρ determining the influence of the autocatalysis. The only difference between the two description systems is the inhibiting influence of h on the autocatalytic productivity of a . Additionally, h is not being consumed during autocatalysis but produced instead which means that h inhibits its own self-producing process.

In these models, the activator is assumed to be the coloring agent, the concentration of which has to be determined. For that, we solve the pde numerically by fixing the initial concentrations $a(x, 0)$ and $s(x, 0)$ or $h(x, 0)$ and assuming discrete space and time steps, for which $\partial a / \partial t \approx \Delta a = a(t_{n+1}) - a(t_n)$. In this way, we can calculate the concentration of a substance at a certain point in time and space easily by simply tracing it back $a(x_n, t_n) = a(x, t_{n-1}) + \Delta a$

To find ideal parameters to reproduce the patterns observed in real molluscan shells collected from the shores of the Wadden Sea in List (Sylt), we first repeated the results of Meinhardt & Klingler (1987) with the parameter values found in this publication and used this as a starting point for further parameter adjustments.

We used the programming language Python2.7 for solving the calculations and plotting the solutions.

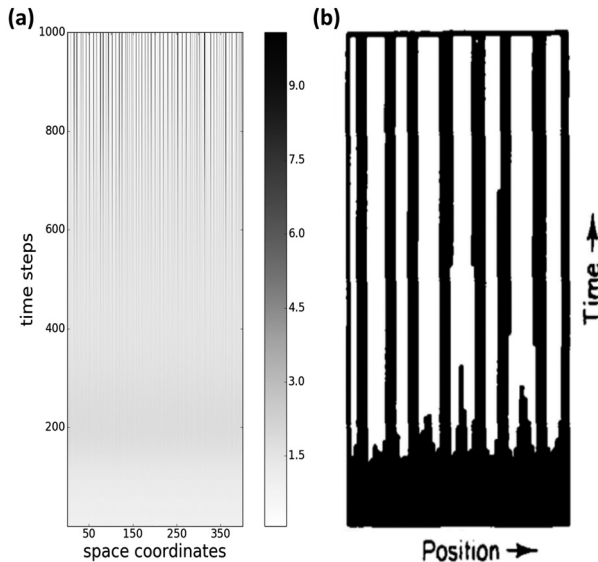


Fig. 1. Simulation of vertical stripes with the activator-substrate model. (a) implemented model, calculated with $\kappa=0$, $\rho=0.01 \pm 1\%$, $\rho_0=0.001$, $\sigma=0.015$, $D_a=0.002$, $D_s=0.4$, $\nu=0$, $\mu=0.01$ and uniform initial conditions (b) results of Meinhardt & Klingler (1987).

Results

Pattern modelling

We focused on the found patterns without considering shell geometry or different growing rates linked to tides or seasons. It should be mentioned that comparison to the results of Meinhardt & Klingler (1987) is inaccurate due to missing time and space scales, so that the influence of misleading visualization effects while comparing cannot be avoided.

Vertical stripes

Vertical stripes evolve due to an oscillation of the pigment concentration in space while being stable in time. This means that pigment production of all cells is constant with certain cells producing pigment all the time. The activator-substrate model used the same parameters of Meinhardt & Klingler (1987) to reproduce stripes perpendicular to the growing edge of the shell. Figure 1 compares the results of Meinhardt & Klingler (1987) with the outcomes of the present study which sets the initial conditions of activator and substrate concentrations to 1 at all points in space. Obviously, vertical stripes could be reproduced in these model settings despite an initial spatial homogeneity. Nevertheless, the reproduced pattern never shows lines broader than a few cells. Variation of parameters, such as diffusion constants, does not change this feature. To evaluate the stability of reconstructed patterns, all parameters have been varied separately by holding the remaining parameters constant.

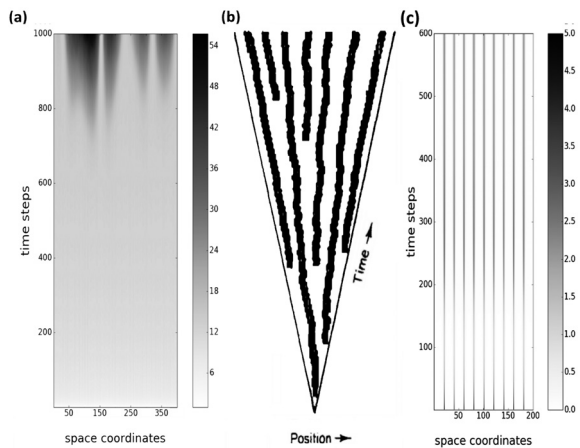


Fig. 2. Simulation of vertical stripes with the activator-inhibitor model. (a) implemented model, calculated with $\kappa=0$ (0.15), $q=0.2 \pm 25\%$ (2.5%), $q_0=0.01$, $\sigma=0.01$ (not given), $D_a=0.01$, $D_h=0.495$ (0.4), $v=0.02$, $\mu=0.02$ and uniform initial conditions (b) results of Meinhardt & Klingler (1987) using the activator-inhibitor model (c) implemented model, calculated with $\kappa=0.15$, $q=0.2 \pm 2.5\%$, $q_0=0.01$, $\sigma=0.0025$ (not given), $D_a=0.01$, $D_h=0.4$, $v=0.2$, $\mu=0.2$ and four initial activator producing cells. For parameters differing from Meinhardt & Klingler (1987), Meinhardt's parameter values are given in brackets.

ters constant. It can be seen that parameters in general have the potential to amplify or fade the pattern (see Supplemental Material, Figures 2-3).

The activator-inhibitor model has first been tested by using the same parameters as Meinhardt & Klingler (1987) to reproduce vertical stripes. As Meinhardt & Klingler (1987) insert cells at given intervals in time, the initial conditions were chosen not to be spatially uniform but to have four initially activator producing cells. As seen in Figure 2, the used model does not account for the triangular shell growth, but was able to produce vertical stripes which are very stable in time. Furthermore, using very different parameters enables the model to form broad stripes even when using uniform initial conditions analog to the activator-substrate model, so that no spatial heterogeneity had to be assumed externally (see Figure 2). The broad width of the stripes differs remarkably from the activator-substrate model, for which no parameters could be found to produce stripes of similar breadth. Both models, however produce very similar patterns on smaller time scales (see Supplemental Material, Figure 1), so they only differ in their long-term behavior. General, it is observed that these vertical patterns are sensitive to only some parameter changes (see Supplemental Material, Figure 4-5).

Horizontal stripes

To reproduce horizontal lines which are parallel to the growing edge, the pigment concentration has to oscillate in time with equal concentration of activator in space for each time point. Therefore, no spatial gradient between cells exists and diffusion is not a critical parameter for this pattern.

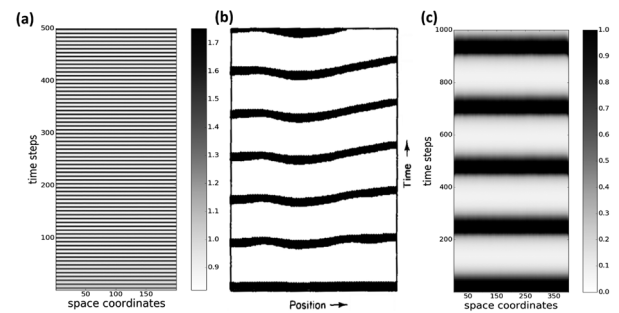


Fig. 3. Simulation of horizontal stripes with the activator-substrate and activator-inhibitor model. (a) activator-substrate model, calculated with $\kappa=0.1$, $q=0.9$, $q_0=0.001$, $\sigma=0.9$, $D_a=0.05$, $D_s=0.03$, $v=0.11$, $\mu=0.7$ and uniform initial conditions (b) results of Meinhardt & Klingler (1987) using the activator-inhibitor model (c) activator-inhibitor model, calculated with $\kappa=0.0004$, $q=0.1$ (0.05) $\pm 7.5\%$, $q_0=0.02$, $\sigma=0.0075$, $D_a=0.1$, $D_h=0$, $v=0.03$, $\mu=0.05$ and uniform initial conditions. For parameters differing from Meinhardt & Klingler (1987), Meinhardt's parameter values are given in brackets.

When using the activator-substrate model, no parameters are given from Meinhardt & Klingler (1987) to produce such a pattern, so a new set of parameters has been determined. This resulted in a strong horizontal oscillation of the activator with a relatively short periodicity when using uniform initial conditions. Figure 3 compares the reproduced pattern with the results of Meinhardt & Klingler (1987) using the activator-inhibitor model. It can be seen, that the modelling results differ in their temporal scale and their curviness which is not surprising as the parameters used for these models differ dramatically. Nevertheless, the reproduced horizontal stripes appeared to be relatively robust to parameter fluctuations and do not change on very long time scales (see Supplemental Material, Figures 6-7).

Given the parameters of Meinhardt & Klingler (1987) with only small changes to q and uniform initial conditions, the activator-inhibitor model was able to produce horizontal stripes as expected. Displayed in Figure 3, the oscillation shows a remarkably longer periodicity compared to the activator-substrate model which seems to be in a similar range of Meinhardt & Klingler (1987). Nevertheless, the bending observed by Meinhardt & Klingler (1987, see Figure 3b) could not be reproduced. Nevertheless, the horizontal oscillation is also observed to show a higher robustness to parameter fluctuations (see Supplemental Material, Figures 8-9).

Oblique lines and dots

Only the activator-inhibitor model was used to model oblique lines and dots. To form these patterns, the model itself has to be changed: instead of holding all parameters constant during one simulation, the production of the activator, q_0 , has to follow a sinusoidal oscillation in time but remains constant in space. As the shape of the oscillation was not mentioned by Meinhardt & Klingler (1987), q_0 has been chosen in the following way:

$$q_0 = 0.008 * \sin((\pi * t)/135)$$

Additionally, stronger noise was introduced in testing the parameters q and D_a . κ and q differ in their values from the given parameters. All other parameters are identical to the ones given by Meinhardt & Klingler (1987) whose results are compared to the reconstructed patterns in Figure 4. It can be seen that oblique lines of the model are more distinct and show a higher spatial fluctuation. Furthermore, the oblique lines do not show a reproducible spatial periodicity as the one observed in the Meinhardt & Klingler (1987) results.

To obtain dots, the parameter values of D_a , D_h , κ , q and the variation of q have to be adjusted and differ

from the parameter set given by Meinhardt & Klingler (1987). Additionally, the oscillation of q_0 had to change to a much higher periodicity so that dots can be clearly separated and do not merge to continuous lines:

$$q_0 = 0.2 * \sin((\pi * t)/10)$$

Similar to the results of Meinhardt & Klingler (1987) the shapes of the dots are stretched along the temporal axis but are clearly distinguishable (see Figure 5). Furthermore, the model needs a very long time interval until the dots are created, so that considerably fewer dots are visible in the resulting plot.

Biological patterns

Shell patterns of collected molluscs include horizontal stripes, for example shown by *Spisula elliptica* and *Macoma baltica*, vertical lines, which can be seen at some *Crassostrea gigas* and *Cerastoderma edule*, and dots, shown by almost all *Crepidula fornicata*. Sometimes, also a combination of patterns can be

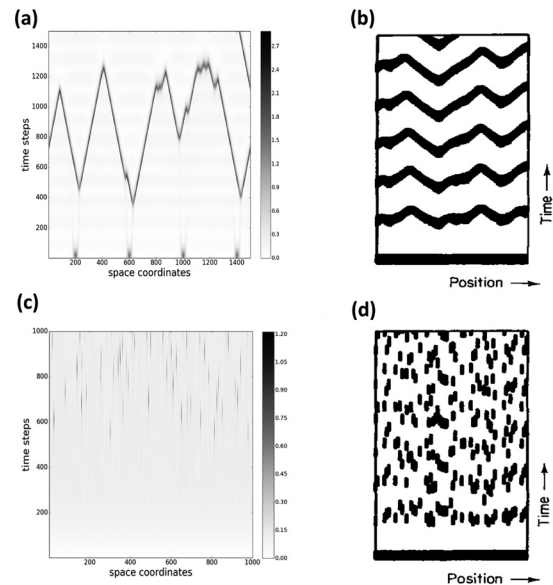


Fig. 4. Simulation of oblique lines and dots with the activator-inhibitor model. (a) implemented model, calculated with $\kappa=0$ (0.0004), $q=0.1$ (0.05) $\pm 17.5\%$ (15%), $q_0=0.008$ (0.2) with sinoidal oscillation, $\sigma=0.0075$, $D_a=0.15$ (0.1), $D_h=0$, $v=0.03$, $\mu=0.05$ and four initial activator producing cells. (b) results of oblique lines by Meinhardt & Klingler (1987) (c) activator-inhibitor model, calculated with $\kappa=0.0001$ (0.0004), $q=0.068$ (0.05) $\pm 50\%$ (15%), $q_0=0.2$ with sinoidal oscillation, $\sigma=0.0075$, $D_a=0$ (0.1), $D_h=0.004$ (0), $v=0.03$, $\mu=0.05$ and uniform initial conditions. (d) results of dot simulations by Meinhardt & Klingler (1987). For parameters differing from Meinhardt & Klingler (1987), Meinhardt's parameter values are given in brackets.

observed, for example most *Crepidula fornicata* show a combination of dots and vertical lines.

Direct comparison between modelling results and biological patterns shows that the general pattern

can be conserved. Nevertheless, biological patterns show much more variability within a shell and in comparison between individuals.

Discussion

The goal of this study was the theoretical reconstruction of shell patterns found on molluscs shells collected in the Northern Wadden Sea of Germany. The reconstruction of shell patterns was successful if one focuses on the generalized patterns found on sea shells such as vertical and horizontal lines as well as dots. Oblique lines, which are also known to appear on shell patterns such as on *Liochoncha spec* (van der Meij et al., 2010), could also be created by a model. Nevertheless, there are differences between modelling outcomes and biological structures: the modelling results were not able to depict the same richness of pattern variability and combination of different patterns, which is likely to be caused by a lack of noise in the parameter values. Further studies would be needed to investigate this hypothesis. Furthermore, the model's behavior could indicate that mixed patterns might arise when parameters are allowed to vary in time and space, but checking this hypothesis is beyond the scope of this analysis. The models were able to reproduce a variety of patterns only due to some parameter variation. This shows the high potential of the model to explain many patterns shown in nature using a relatively simple system. However, observed similarities between modelling results and biological patterns can never proof but only indicate that the assumed system can be used by the organisms to produce its patterns.

Two different models have been used to reconstruct biological patterns. These models both use an activator-antagonist approach. While the first model uses substrate as an antagonist which is necessary for the activator production and is also decayed during this process, the second uses an inhibitor that represses the activator production while being produced. Despite this strong mechanistic difference, both models were able to reproduce vertical and horizontal stripes, but under very different parameter conditions. These differences could explain why some essential properties of the patterns such as line width and periodicity are not conserved between these models. As the biological system is not able to freely choose parameter values but is limited by the surrounded physical conditions, the findings might suggest that a different mechanism can be chosen depending on the surrounding conditions. Therefore, the models show similar outcomes but can be applied in different biological situations. So, the statement by Meinhardt & Klingler

(1987) that both models cannot be distinguished only by the outcome cannot be confirmed. Additionally, other differences between the model outcomes and the results of Meinhardt & Klingler (1987) can be observed: some patterns such as oblique lines and dots can only be reproduced with parameters which strongly differ from the given ones. Especially the noise on parameter q had to increase to form the patterns of interest which could indicate that Meinhardt & Klingler (1987) used longer time scales for their simulation. But as the plots of Meinhardt & Klingler (1987) do not show a legend in space and in time pattern properties such as the time length of an oscillation cannot be reasonably compared. The reproduction of results depicted by Meinhardt & Klingler (1987) was also hindered as no initial conditions were given by Meinhardt & Klingler (1987) but strong effects of initial conditions in the final modelling outcome have been observed. So in summary, only similarities between the reconstructed patterns and the results of Meinhardt & Klingler (1987) can be observed but no qualitative conclusion can be drawn.









In general, it was not possible to analyze all possible parameter variations and therefore to be able to fully understand and evaluate the potential of both models to show all their possible patterns. This analysis would be much deeper and more time consuming. Furthermore, the models have not been inspired by known molecular mechanisms who guide pattern formation in shells. For example, pattern formation is reported to depend on the genetic information of the expressing cells (Luttikhuisen & Drent, 2008), so that patterns can be caused by epigenetic variations over time, leading to different expression rates of secreted proteins (Jackson et al., 2006). In the used models, the epigenetic background is not considered to influence the expression, but despite constant expression rate the concentrations are able to form patterns due to diffusion and reaction effects. A very different approach to model more closely on the biological system is to directly simulate the neural activity guiding the pattern forming process (Boettiger et al., 2009). Such approaches might prove useful in the future to get more insights into the molecular system.

References



- Boettiger, A., Ermentrout, B. & Oster, G. (2009): **The neural origins of shell structure and pattern in aquatic molluscs**. Proceedings of National Academy Sciences of the United States of America 106 (16): 6837-6842
- Jackson, D., McDougall, C., Green, K., Simpson, F., Wörheide, G., & Degnan, B.M. (2006): **A rapidly evolving secretome builds and patterns a sea shell**. BioMedCentral Biology. 4: 40
- Luttikhuizen, P.C. & Drent, J. (2008): **Inheritance of predominantly hidden shell colours in *Macoma balthica* (L.) (Bivalvia: Tellinidae)**. Journal of Molluscan Studies, 74 (4): 363–371
- Madzvamuse, A., Thomas, R.D.K., Maini, P.K. & Wathen, A.J. (2001): **A numerical approach to the study of spatial pattern formation in the ligaments of arcoid bivalves**. Bulletin of Mathematical Biology, 64: 501–530
- Meinhardt H. & Klingler M. (1987): **A Model for Pattern Formation on the Shells of Molluscs**. Journal of Theoretical Biology, 126: 63-89
- Seilacher, A. (1972): **Divaricate patterns in pelecypod shells**. Lethaia, 5: 325–343.
- van der Meij, S. E.T., Moolenbeek, R. G. & Dekker, H. (2010): **The *Liochoncha castrensis* specias group (Bivalvia: Veneridae), with the description of two new species**. Molluscan Research, 30 (3): 117 - 124
- Weiner S. & Traub W. (1984): **Mineral phases in biology - Macromolecules in mollusc shells and their functions in biomineralization**. Philosophical Transactions of the Royal Society London B, 304: 425-434

Supplemental Material

Table 1: List of collected shells of mussels and snails between the 6th and 8th of October 2017 at Wadden Sea of Sylt, Germany

Species	Representative shell pattern
<i>Ostrea edulis</i>	
<i>Spisula elliptica/solida</i>	
<i>Ensis ensis/silica</i>	
<i>Crassostrea gigas</i>	
<i>Littorina littorea</i>	
<i>Lutraria lutraria</i>	
<i>Turritella communis</i>	
<i>Buccinum undatum</i>	
<i>Crepidula fornicata</i>	

Shell patterns - supplement

<i>Cerastoderma edule</i>		
<i>Mytilus edulis</i>		

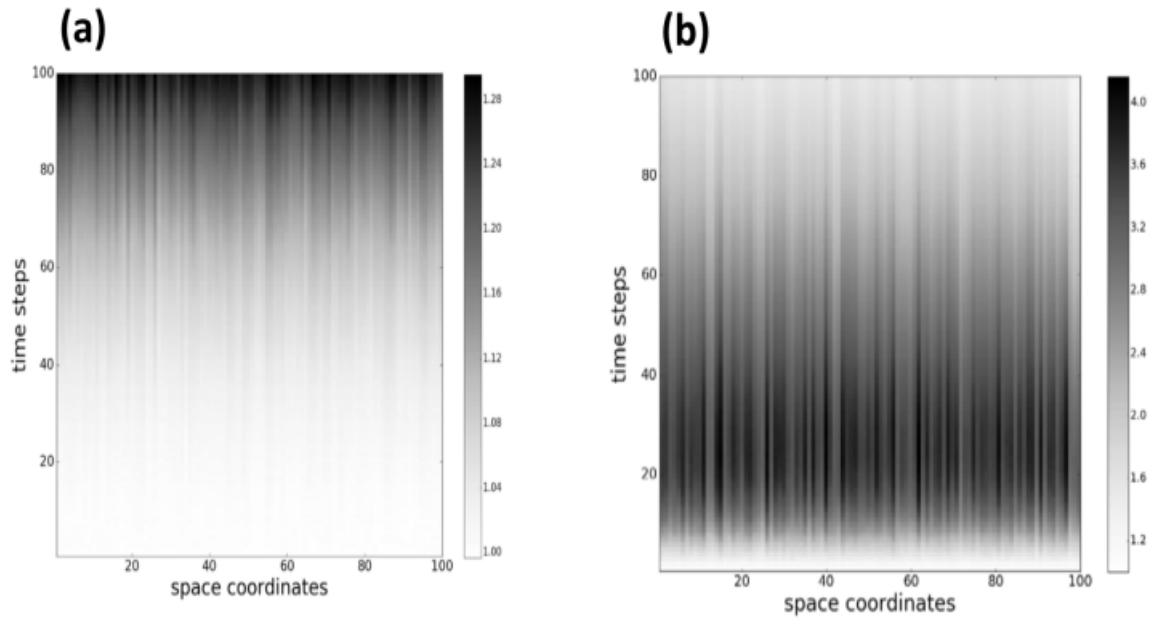


Figure 1: Simulation of vertical stripes. (a) activator-substrate model, calculated with $\kappa = 0$, $\rho = 0.01 \pm 1\%$, $\rho_0 = 0.001$, $\sigma = 0.015$, $D_a = 0.002$, $D_s = 0.4$, $v = 0$, $\mu = 0.01$ and uniform initial conditions. (b) activator-inhibitor model, calculated with $\kappa = 0$ (0.15), $\rho = 0.2 \pm 25\%$ (2.5%), $\rho_0 = 0.01$, $\sigma = 0.01$ (not given), $D_a = 0.01$, $D_h = 0.495$ (0.4), $v = 0.02$, $\mu = 0.02$ and uniform initial conditions. Both models show similar stripe pattern for short time scales.

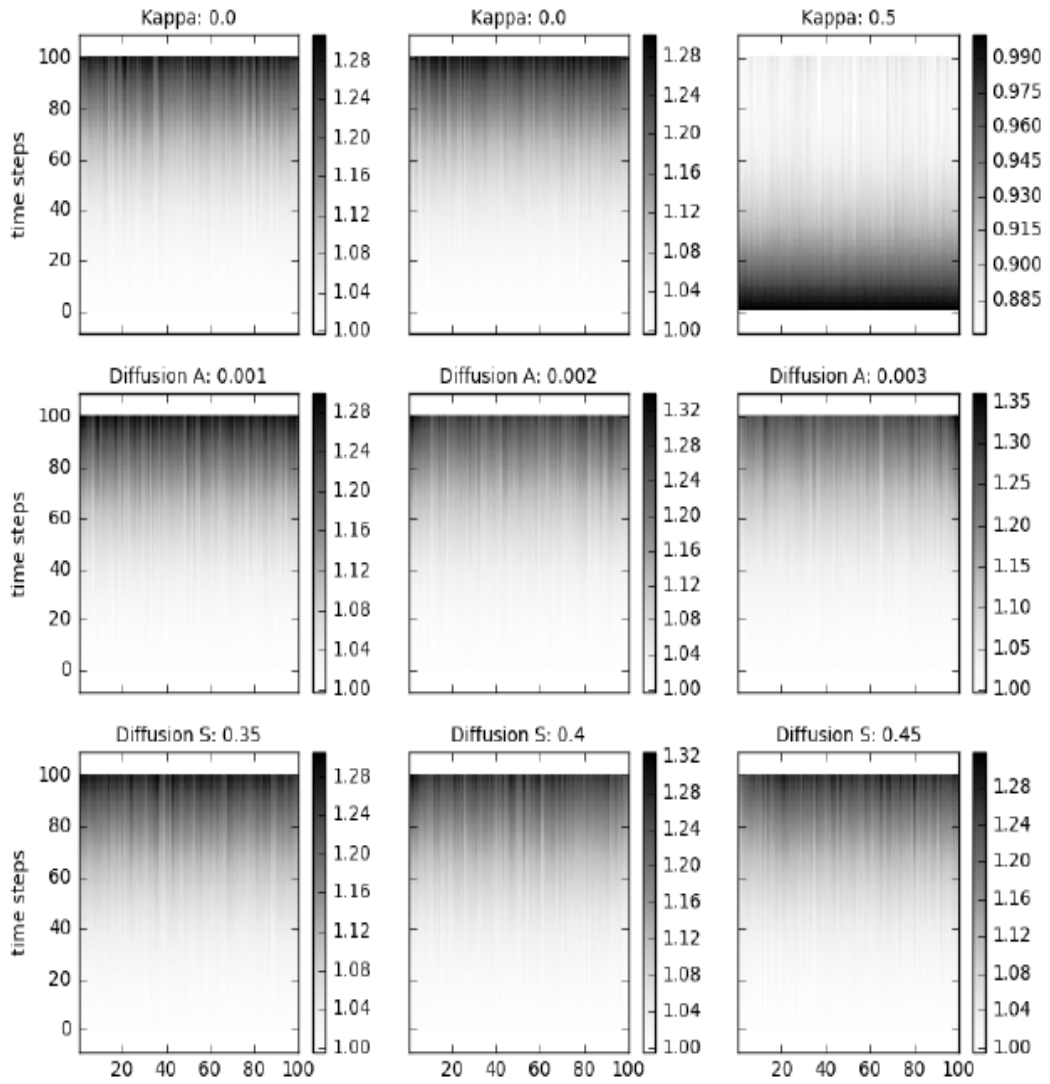


Figure 2: Sensitivity of vertical stripes simulated with activator-substance model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0$, $\rho = 0.01 \pm 1\%$, $\rho_0 = 0.001$, $\sigma = 0.015$, $D_a = 0.002$, $D_s = 0.4$, $v = 0$, $\mu = 0.01$ and uniform initial conditions

Shell patterns - supplement

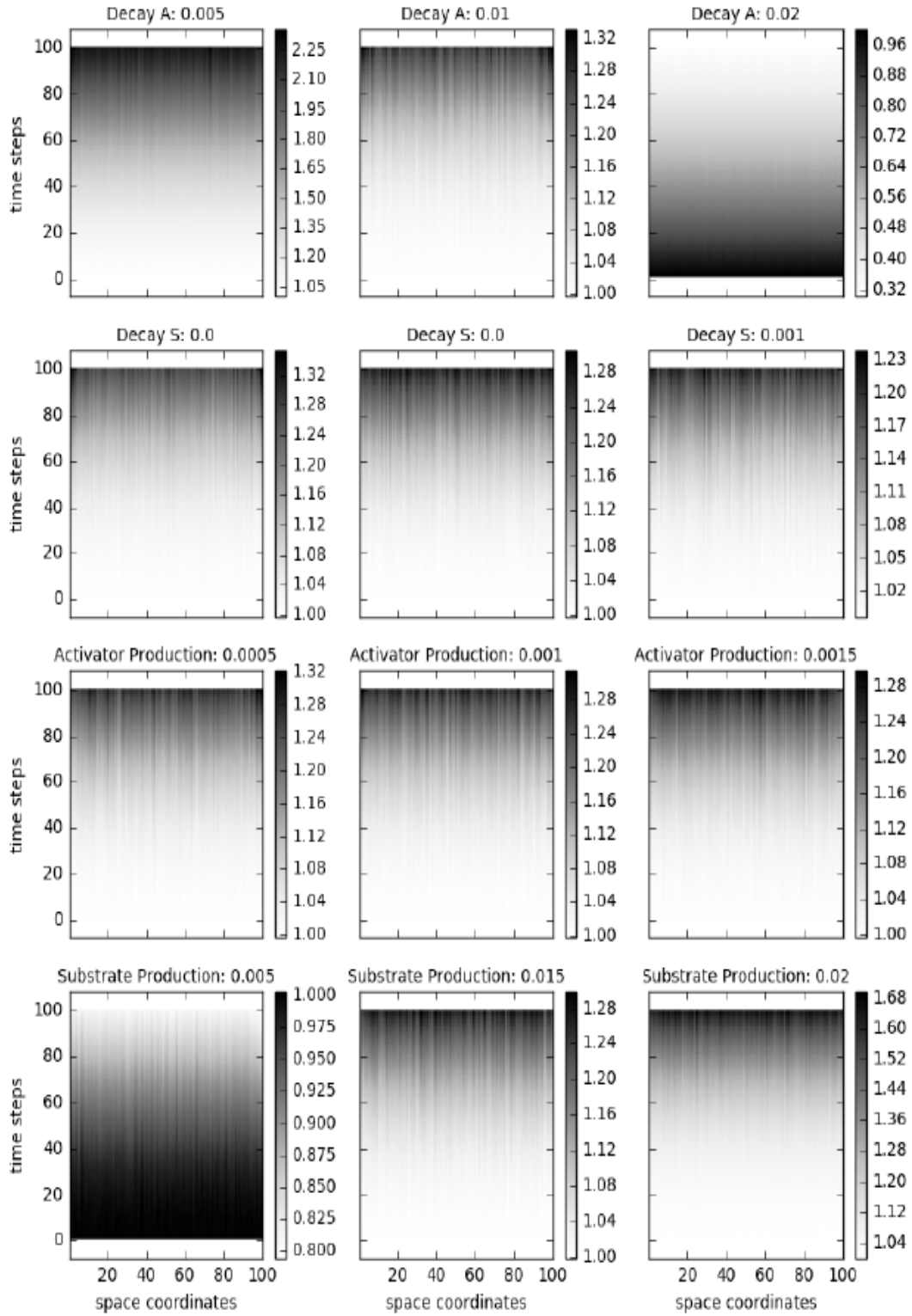


Figure 3: Sensitivity of vertical stripes simulated with activator-substance model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0$, $\rho = 0.01 \pm 1\%$, $\rho_0 = 0.001$, $\sigma = 0.015$, $D_a = 0.002$, $D_s = 0.4$, $v = 0$, $\mu = 0.01$ and uniform initial conditions

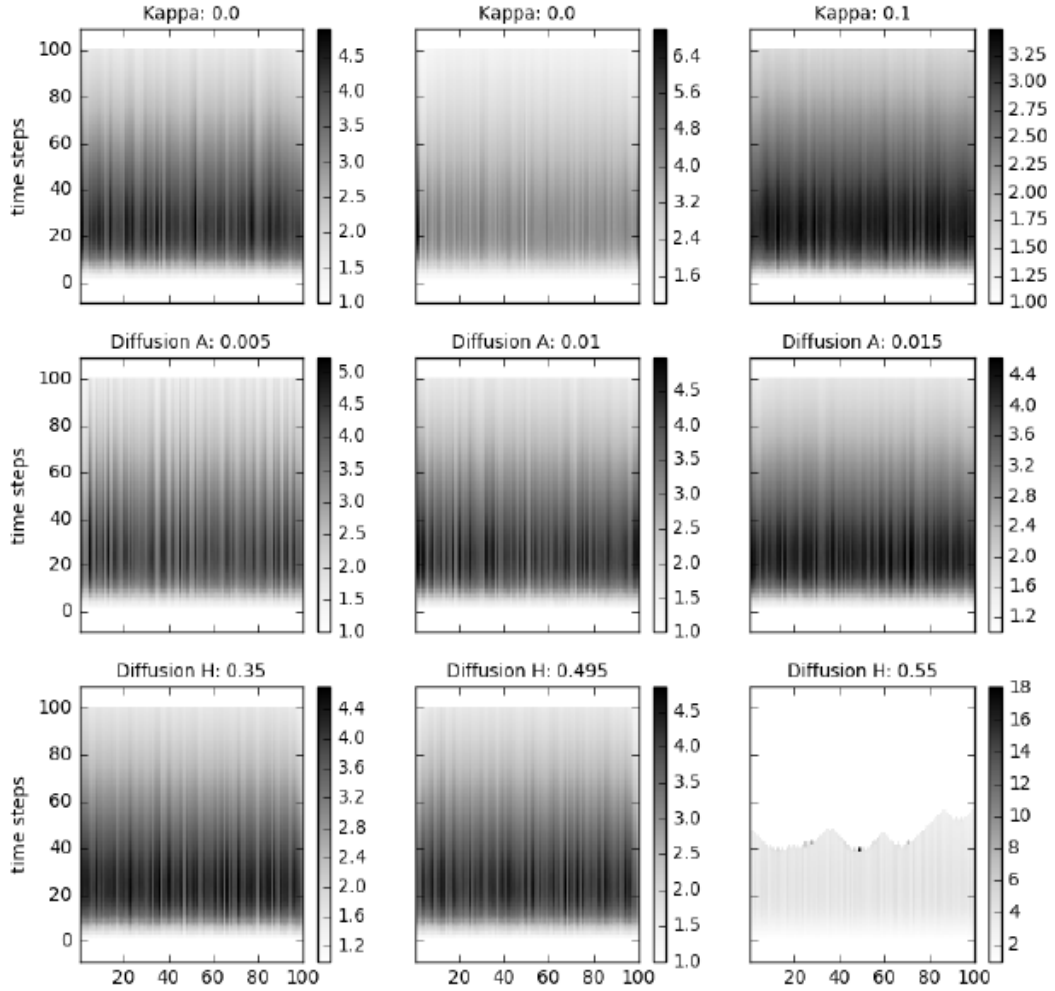


Figure 4: Sensitivity of vertical stripes simulated with activator-inhibitor model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0$, $\rho = 0.2 \pm 25\%$, $\rho_0 = 0.01$, $\sigma = 0.01$, $D_a = 0.01$, $D_h = 0.495$, $v = 0.02$ and uniform initial conditions

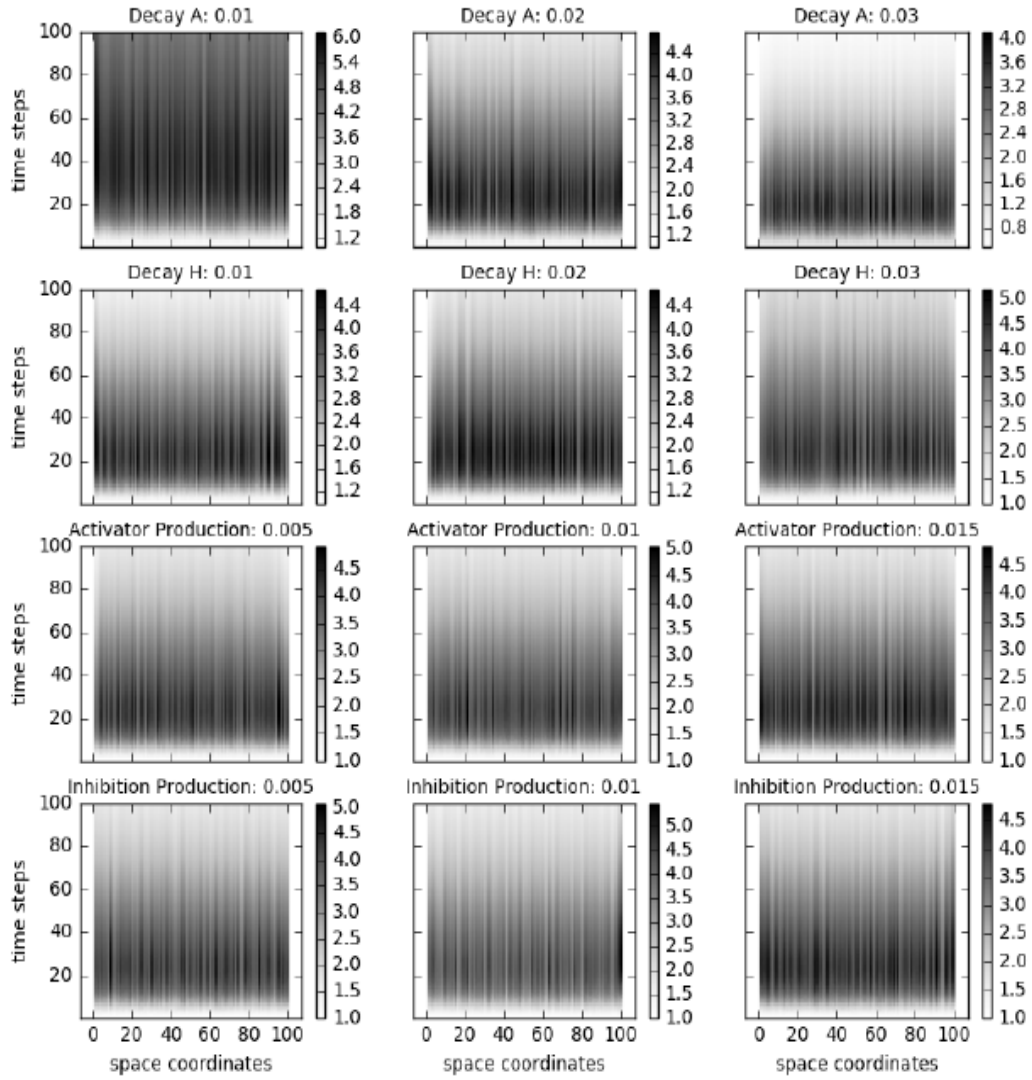


Figure 5: Sensitivity of vertical stripes simulated with activator-inhibitor model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0$, $\rho = 0.2 \pm 25\%$, $\rho_0 = 0.01$, $\sigma = 0.01$, $D_a = 0.01$, $D_h = 0.495$, $v = 0.02$, $\mu = 0.02$ and uniform initial conditions

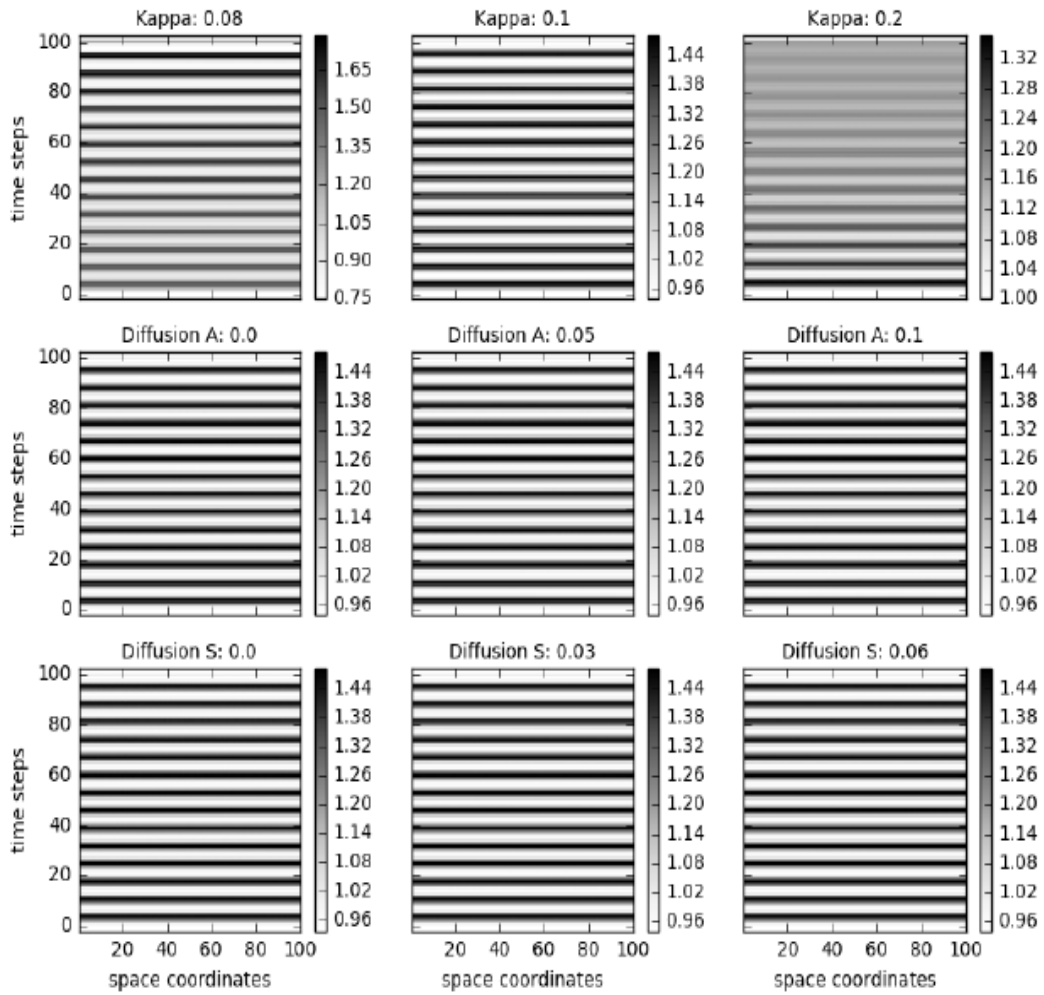


Figure 6: Sensitivity of horizontal stripes simulated with activator-substance model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: **with $\kappa = 0.1$, $\rho = 0.9$, $\rho_0 = 0.001$, $\sigma = 0.9$, $D_a = 0.05$, $D_s = 0.03$, $\nu = 0.11$, $\mu = 0.7$** and uniform initial conditions

Shell patterns - supplement

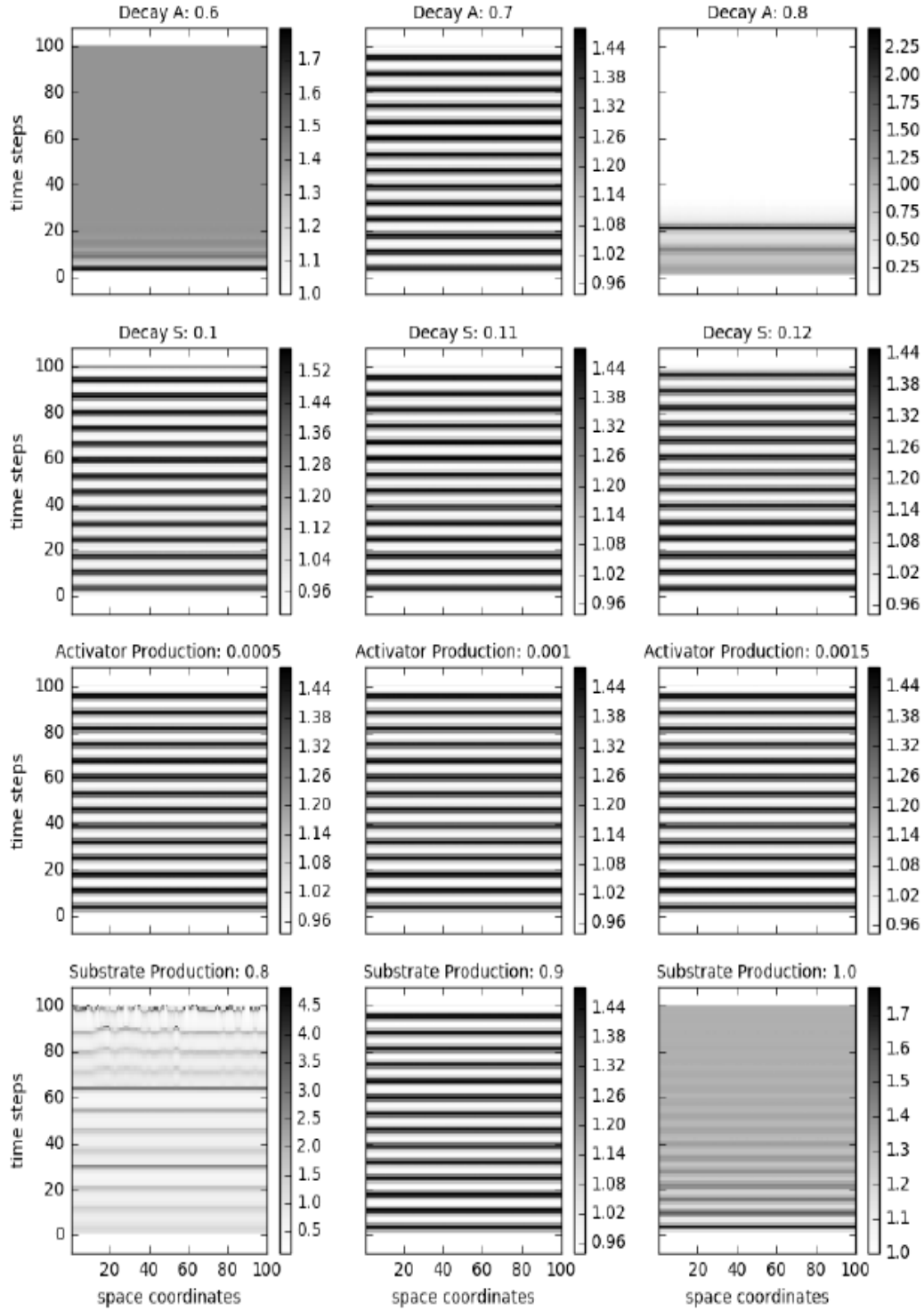


Figure 7: Sensitivity of horizontal stripes simulated with activator-substance model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: **with** $\kappa = 0.1$, $\rho = 0.9$, $\rho_0 = 0.001$, $\sigma = 0.9$, $D_a = 0.05$, $D_s = 0.03$, $v = 0.11$, $\mu = 0.7$ and uniform initial conditions

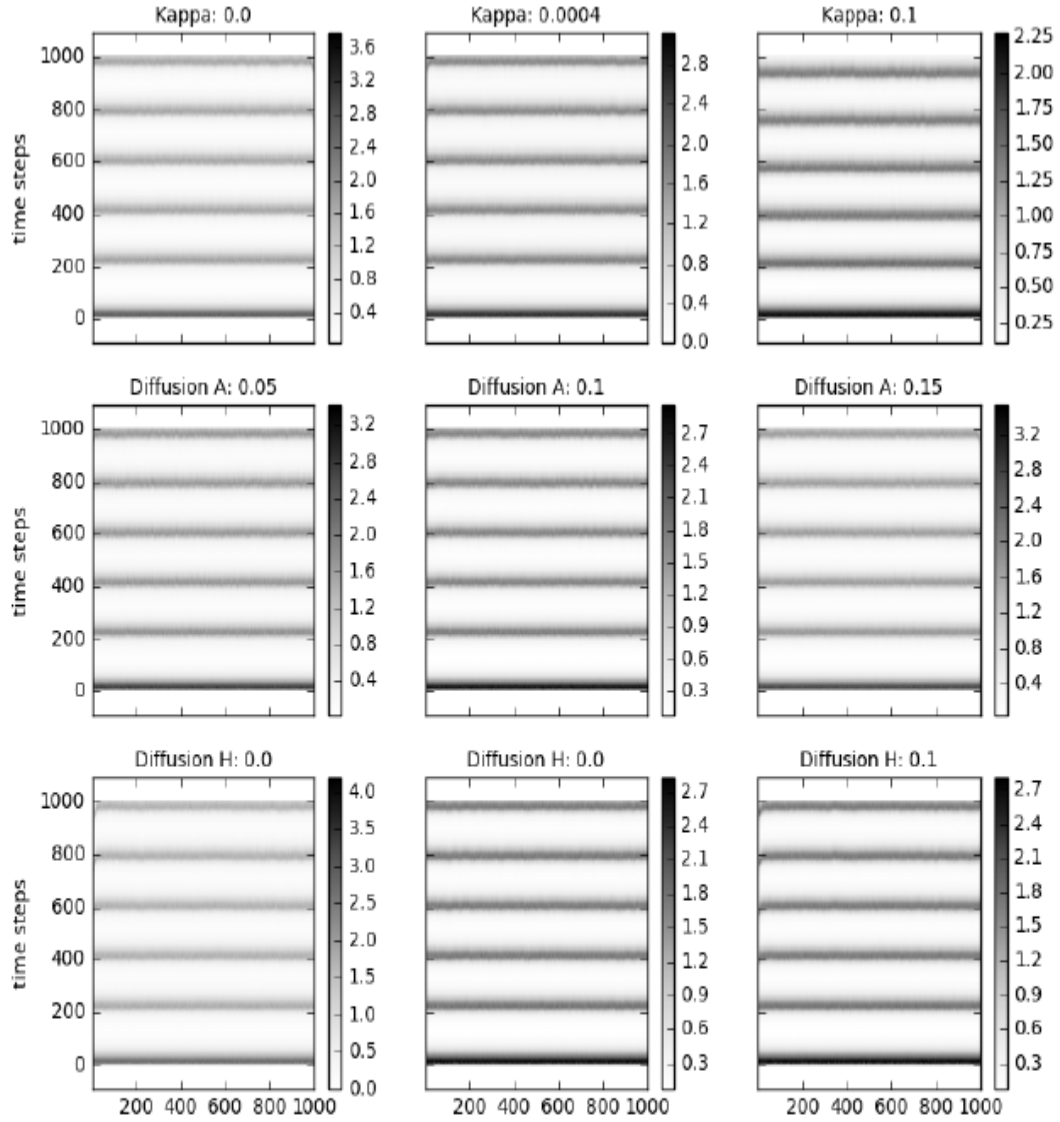


Figure 8: Sensitivity of horizontal stripes simulated with activator-inhibitor model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0.0004$, $\rho = 0.1 \pm 7.5\%$, $\rho_0 = 0.02$, $\sigma = 0.0075$, $D_a = 0.1$, $D_h = 0$, $v = 0.03$, $\mu = 0.05$ and uniform initial conditions

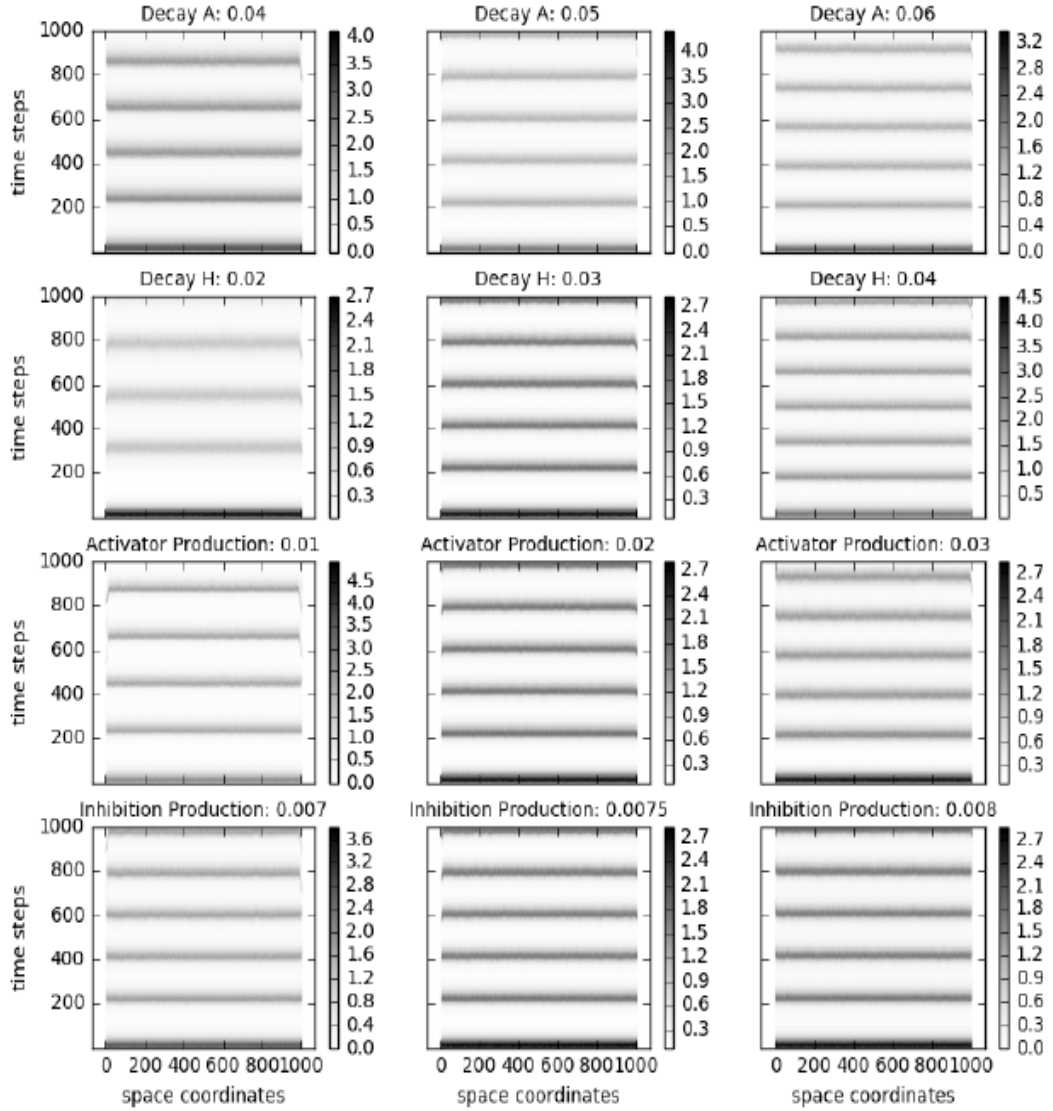


Figure 9: Sensitivity of horizontal stripes simulated with activator-inhibitor model to parameter variations. Each row varies a different parameter by holding the other parameters constant. All pictures in middle column are constructed using the default parameter set. Default parameters: $\kappa = 0.0004$, $\rho = 0.1 \pm 7.5\%$, $\rho_0 = 0.02$, $\sigma = 0.0075$, $D_a = 0.1$, $D_h = 0$, $v = 0.03$, $\mu = 0.05$ and uniform initial conditions

Identifying body parameters of *Arenicola marina* based on the diameter of fecal strings

Darius Becker; bekerdar@hu-berlin.de
Diana Steinkampf; steinkad@hu-berlin.de

Abstract

The lugworm *Arenicola marina* is a widely distributed inhabitant of the Wadden Sea along North European coasts. The worm resides inside a u-shaped tube, subsisting sand from one opening and leaving fecal strings of digested sand on the other one. We investigated a possible correlation between the diameter of fecal strings and body parameters of the lugworm: length, diameter and weight. These findings could be useful for fishermen and other biologists investigating the lugworm. Specimens collected in the field were examined in the lab or studied in a custom made aquarium for analysis of the diameter of fecal strings under laboratory conditions. A linear correlation between all three parameters and the diameter of fecal strings could be determined, whether data was acquired in the lab or out in the field. Nonetheless, length and weight are variable and uncertain values, thus, the diameter of fecal strings leads utmost to an accurate conclusion about the diameter of the lugworm. These findings complement other investigations of height and abundance of fecal mounds.

Einleitung

Das Wattenmeer ist ein besonderes Ökosystem, da es aufgrund des flachen Anstieges während den Gezeiten großflächig trocken fällt. Durch das zweimal tägliche Fluten und Trockenfallen des Meeresbodens bilden sich je nach Lage und Strömung verschiedene Zonierungen. Diese werden nach Korngröße des Sediments in Sandwatt, Mischwatt und Schlickwatt eingeteilt (Bartholdy et al. 2002). Aufgrund der unterschiedlichen Korngrößen kann Sauerstoff unterschiedlich tief in den Boden eindringen. Somit bildet sich eine vertikale Schichtung mit einer oberen Oxidationsschicht und einer darunterliegenden Reduktionsschicht, die größtenteils sauerstofffrei ist.

Der Wattwurm *Arenicola marina* LINNAEUS, 1758 dringt mit seiner U-förmigen Wohnröhre in beide Schichten ein (Retraubun et al. 1996). Durch diese Röhre gelangt sauerstoffreiches Wasser in die Reduktionsschicht, (Volkenborn et al. 2007) wodurch andere aerobe Lebewesen in der Reduktionsschicht leben können. *A. marina* ist ein Sedimentfresser der das an den Sedimentkörnern anhaftende organische Material verdaut. Über die Afteröffnung wird der unverdaute Sand wieder ausgeschieden. Dadurch gelangen Mineralien und Nährstoffe an die Oberfläche und dienen als Nahrungsgrundlage für das Mikrophytobenthos

(Chennu et al. 2015). Bei etwa 30 Würmern pro Quadratmeter werden so pro Jahr die obersten 20 cm Wattboden komplett umgeschichtet (Volkenborn & Reise 2006).

Für wissenschaftliche Untersuchungen lässt sich *A. marina* anhand dieser Kotschnüre leicht ausfindig machen. Auch lässt sich vom Standort auf das Alter der Tiere schließen. So leben Jungtiere im küstennahen Schlickwatt, ältere Tiere im küstenferneren Sandwatt (Beukema & De Vlas 1979). Im folgenden Versuch haben wir untersucht, ob die Kotschnur Aufschluss über das Gewicht, die Länge und den Durchmesser des in der Wohnröhre befindlichen Wurmes geben kann. Durch so einen Zusammenhang könnten für weitere Bestimmungen und Versuche, in denen die Maße der Tiere benötigt werden, schon Aussagen über und gezielte Ausgrabungen nach Wattwürmern unternommen werden.

Material und Methoden

Versuchstier

Der Wattwurm *Arenicola marina* LINNEAUS, 1758 lebt in bis zu 60cm tiefen U-förmigen Röhren. Für den Versuch wurden die Tiere bei morgendlicher Ebbe aus dem Mischwatt nördlich von List auf Sylt und im Zeitraum vom 5.10. bis 9.10.2017 entnommen.

Bestimmung der Körpermaße

Von jedem untersuchten Wurm wurden drei Körperparameter untersucht: Gewicht, Länge und Durchmesser. Das Gewicht wurde mit einer Waage bestimmt, nachdem die Tiere von jeglichem außen befindlichen Sand befreit wurden. Die Länge wurde mit Hilfe eines Maßstabes bestimmt. Dazu wurde der Wurm mittig mit einer Pinzette aufgenommen und die längsten Ausdehnungen nach einer Kontraktion des Vorderkörpers und Schwanzendes gemessen und addiert. Diese Methode erwies sich als am effektivsten, da der Wattwurm durch die Gravitation beim Strecken seine maximale Ausdehnung erreichte. Für die Messung des Wurmdurchmessers wurde das erste Borstensegment verwendet. Der Wurmdurchmesser beschreibt den Durchmesser des Wattwurmes auf Höhe des ersten Borstenpaares vom Vorderende bei größter Streckbewegung des Tieres. Die dazu zu vergleichende Kotschnur wurde mit einem Maßstab fotografiert und deren Breite am Computer bestimmt.

Probenentnahme im Feld

Zum Sammeln von Messwerten im Feld wurde nach einzelnen Kothaufen gesucht, um eine klare Zuordnung zwischen Wurm und Kothaufen zu ermöglichen. Nach der Identifizierung einer möglichen Probe wurde ein Foto vom Kothaufen und dem Maßstab gemacht. Anschließend wurde der Wurm ausgegraben und in ein Probengefäß überführt. Die Messung der Körpermaße erfolgte danach im Labor. Anschließend wurden die Würmer zurück ins Watt gebracht.

Probenentnahme im Labor

Zur Haltung der Wattwürmer im Labor wurde ein Aquarium mit geschichtetem Sand und einem Wasseraustausch vorbereitet. Dieses Aquarium wurde mit Plexiglasscheiben in drei Bereiche geteilt, die über eine Lücke zwischen Aquariwand und Trennscheibe miteinander verbunden waren. Es wurde Sand aus der Reduktionsschicht und der Oxidationsschicht verwendet, um den Würmern eine möglichst natürliche Umgebung zu bieten. Zudem wurde mit Hilfe des Wasserzuflusses die Flutphase simuliert und konstanter Sauerstoffzufluss ermöglicht. Verwendet wurden im Feld gefangene Würmer die vor dem Einsetzen in das Aquarium vermessen wurden. Diese befanden sich dann über Nacht im Aquarium. Nach einer Akklimatisationszeit von 4 - 8 h wurde die Kotschnur in jedem Bereich gemessen und die Tiere anschließend wieder ausgegraben und ins Watt zurückgeführt.



Abb. 1. Versuchsaufbau zur gesonderten Haltung von Wattwürmern im Labor (>30 cm tiefes Becken mit Zu- und Abfluss und zwei Plexiglasscheiben, welche Wasser durchlassen, aber das Becken effektiv in drei Habitattteile aufteilen)

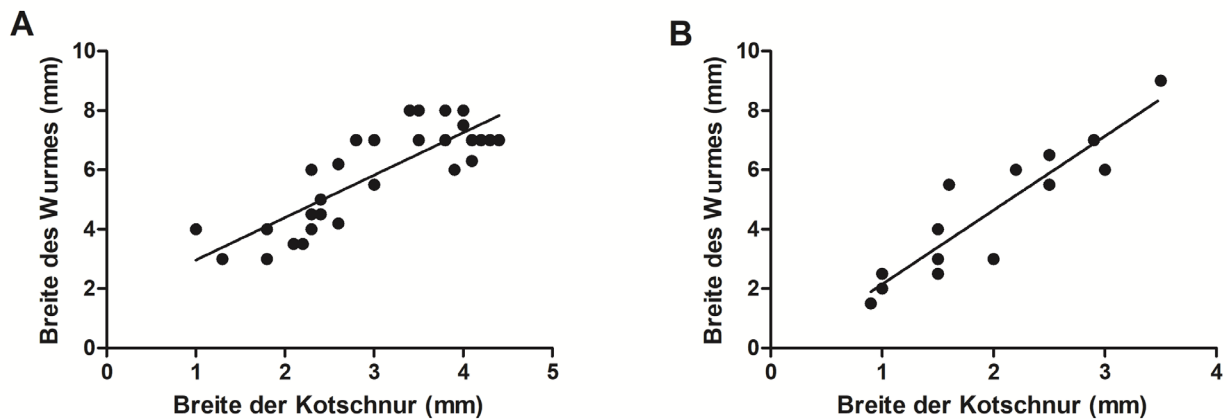


Abb. 2. Vergleich von Messwerten aus Feld- (A) und Laborversuch (B). Aufgetragen sind Wurmdurchmesser im Labor und Feld gegen die Breite der gemessenen Kotschnur. Ein linearer Zusammenhang für beide Datenmengen ergibt die Funktionen $y = 1,43 (\pm 0,18) x + 1,53 (\pm 0,56)$ (A) und $y = 2,49 (\pm 0,32) x - 0,34 (\pm 0,68)$ (B) mit den Bestimmtheitsmaßen (R^2) 0,6958 (A) und 0,835 (B).

Ergebnisse

Die Körperparameter Länge, Breite und Gewicht der Wattwürmer wurden zur Auswertung jeweils graphisch gegen den Durchmesser der Kotschnüre aufgetragen. Dafür wurde ein Graph pro Parameter erstellt und Laborwerte und Werte von Versuchstieren aus dem Feld zunächst separat betrachtet. Um genauere Aussagen über die Beziehung der Parameter zum Kotschnurdurchmesser zu treffen, wurden zusätzlich lineare Abhängigkeiten berechnet. Der Vergleich der Werte aus dem Labor und dem Feld zeigt ähnliche Ergebnisse und lineare Abhängigkeiten mit den Funktionen $y = 1,43 (\pm 0,18) x + 1,53 (\pm 0,56)$ (Feld) und $y = 2,49 (\pm 0,32) x - 0,34 (\pm 0,68)$ (Labor) und den Bestimmtheitsmaßen (R^2) 0,6958 (Feld) und 0,835 (Labor).

Dieser Aspekt konnte dafür genutzt werden, alle Datenpunkte von beiden Messreihen eines Parameters in einem Graphen zusammen dem Durchmesser der Kotschnüre entgegenzustellen. Dabei zeigt sich allgemein eine deutliche lineare Abhängigkeit aller separat betrachteten Parameter zum Kotschnurdurchmesser mit den Funktionen von $y = 58,15 (\pm 6,7) x - 4,33 (\pm 19,04)$ (Länge), $y = 1,59 (\pm 0,15) x + 1,17 (\pm 0,43)$ (Breite) und $y = 3,04 (\pm 0,35) x - 3,71 (\pm 0,99)$ (Gewicht) und Bestimmtheitsmaßen (R^2) von 0,642 (Länge), 0,7224 (Breite) und 0,6468 (Gewicht).

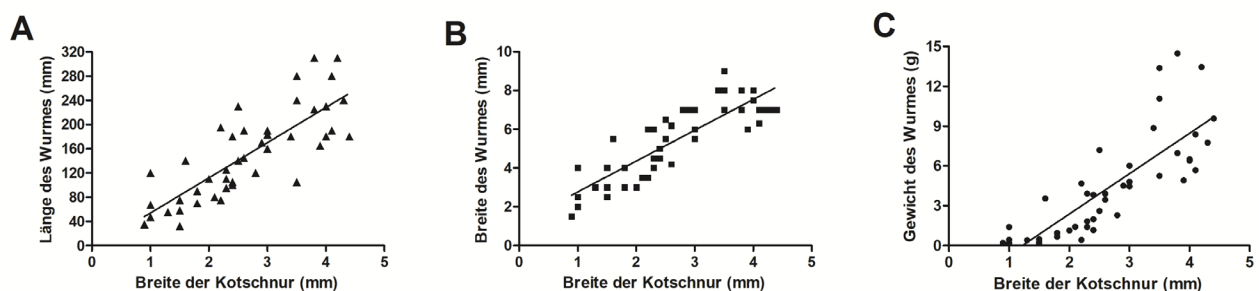


Abb. 3. Auftragung aller Werte aus Feld- und Laborversuchen von Länge (A), Breite (B) und Gewicht (C) der Wattwürmer gegen den Kotschnurdurchmesser. Lineare Abhängigkeiten zeigten Funktionen von $y = 58,15 (\pm 6,7) x - 4,33 (\pm 19,04)$ (A), $y = 1,59 (\pm 0,15) x + 1,17 (\pm 0,43)$ (B) und $y = 3,04 (\pm 0,35) x - 3,71 (\pm 0,99)$ (C) mit Bestimmtheitsmaßen (R^2) von 0,642 (A), 0,7224 (B) und 0,6468 (C).

Diskussion

Wie erwartet, zeigen die vorliegenden Ergebnisse eine lineare Abhängigkeit zwischen allen untersuchten Körpermaßen des Wattwurms *A. marina* und dem Durchmesser der von ihm abgegebenen Kotschnüre. Bei der Datenaufnahme kann das Abwerfen bzw. versehentliche Abtrennen des hintersten, nachwachsenden Teils des Schwanzes der Würmer allerdings zu starken Abweichungen der Längen führen. Dadurch wird auch zusätzlich das Gewicht verfälscht, weshalb sich über diese beiden Parameter, basierend auf dem Kotschnurdurchmesser, keine sicheren Schlüsse ziehen lassen. Gut erhaltene Einzelteile wurden allerdings auch gemessen und mit einberechnet. Einzig der Durchmesser des Wurmes als Parameter lässt sich am genauesten vom Durchmesser der Kotschnur ableiten. Dies wurde schon während der Messungen deutlich und lässt sich leicht mit dem größeren Darmdurchmesser älterer und größerer Tiere im Vergleich zu dem der jüngeren und kleineren Tiere erklären. Somit könnte mit einer genaueren Methode zur Bestimmung des Wurmdurchmessers ein noch genauerer Zusammenhang zwischen Wurmgröße und Kotschnurdurchmesser ermittelt werden.

Des Weiteren wurden schon Versuche mit Wattwürmern durchgeführt, die zeigten, dass sich die Tiere auch in Behältern im Labor wie im Feld verhalten, was den Bau der Tunnel und ihr damit einhergehendes Fressverhalten einschließt (Hüttel 1990; Chennu et al. 2015). Diese Beobachtungen konnten wir bestätigen. Im Feld wurden die Kothaufen eher als Indikator zur Bestimmung der Besiedlungsdichte der Würmer oder der Dauer ihres Aufenthalts in der Wohnröhre genutzt (McLusky 1983, Valdemarsen et al. 2011). Der Kotschnurdurchmesser lässt also relativ genau auf die Parameter Länge, Gewicht und Breite des Wurmes schließen, jedoch nicht für weitere morphologische und verhaltenstechnische Erkenntnisse, da diese schon mit anderen Analysen des Kotes (u.a. Gewicht) (Kermack 1955; Davison 1891) ermittelt wurden.

Literatur

- Bartholdy, J., Bartholomae, A., & Flemming, B. W. (2002). Grain-size control of large compound flow-transverse bedforms in a tidal inlet of the Danish Wadden Sea. *Marine Geology*, 188(3), 391-413.
- Beukema, J. J., & De Vlas, J. (1979). Population parameters of the lugworm, *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands journal of sea research*, 13(3-4), 331-353.
- Chennu, A., Volkenborn, N., De Beer, D., Wetthey, D. S., Woodin, S. A., & Polerecky, L. (2015). Effects of bioadvection by *Arenicola marina* on microphytobenthos in permeable sediments. *PloS one*, 10(7), e0134236.
- Davison, C. (1891). On the amount of sand brought up by lobworms to the surface. *Geol. Mag.* 8, 489-493.
- Hüttel, M. (1990). Influence of the lugworm *Arenicola marina* on porewater nutrient profiles of sand flat sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 241-248.
- Kermeck, D. M. (1955). The anatomy and physiology of the gut of the polychaete *Arenicola marina*. *Proc. zool. Soc. Lond.* 125, 347-381.
- McLusky, D. S., Anderson, F. E., & Wolfe-Murphy, S. (1983). Distribution and population recovery of *Arenicola marina* and other benthic fauna after bait digging. *Marine Ecology Progress Series*, 173-179.
- Retraubun, A. S. W., Dawson, M., & Evans, S. M. (1996). The role of the burrow funnel in feeding processes in the lugworm *Arenicola marina* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 202(2), 107-118.
- Riisgård, H.U. & Banta, G. (1998). Irrigation and deposit feeding by the lugworm *Arenicola mari-*

na, characteristics and secondary effects on the environment. A review of current knowledge. *Vie et Milieu* 48 (4):243-257

Valdemarsen, T., Wendelboe, K., Egelund, J. T., Kristensen, E., & Flindt, M. R. (2011). Burial of seeds and seedlings by the lugworm *Arenicola marina* hampers eelgrass (*Zostera marina*) recovery. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 410, 45-52.

Volkenborn, N. & Reise, K. (2006). Lugworm exclusion experiment: responses by deposit feeding worms to biogenic habitat transformations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 169-179.

Appendix

Tabelle 1. Maße der Wattwürmer im Vergleich zum Kotschnurdurchmesser im Feld über den Zeitraum 7.10. - 9.10.

Datum - Nr.	Länge (mm)	Breite (mm)	Gewicht (g)	Kotdurc. (mm)
7.10. - 1	75	3,5	0,42	2,2
2	100	5,0	1,17	2,4
3	120	7,0	2,30	2,8
4	95	4,0	1,40	2,3
5	180 (getrennt)	8,0	6,40	4,0
6	230	7,5	6,50	4,0
7	280	8,0	13,38	3,5
8	183	7,0	6,02	3,0
8.10. - 1	105	4,5	1,98	2,4
2	145	6,2	3,91	2,6
3	125	6,0	3,92	2,3
4	190	6,3	5,68	4,1
5	165	6,0	4,90	3,9
6	190	4,2	3,45	2,6
7	180	5,0	3,82	2,4
8	240	7,0	7,76	4,3
9	225	7,0	6,97	3,8
10	110	4,5	1,83	2,3
9.10. - 1	240	7,0	11,08	3,5
2	80	3,5	1,42	2,1
3	160	5,5	4,47	3,0
4	180	8,0	8,85	3,4
5	120	4,0	1,40	1,0
6	310	7,0	13,46	4,2
7	70	3,0	0,67	1,8
8	180	7,0	9,57	4,4
9	55	3,0	0,40	1,3
10	90	4,0	0,96	1,8
11	310	8,0	14,48	3,8
12	280	7,0	8,38	4,1

Tabelle 2. Maße der Wattwürmer im Vergleich zum Kotschnurdurchmesser im Aquarium über den Zeitraum 5.10. - 9.10.

Datum - Nr.	Länge (mm)	Breite (mm)	Gewicht (g)	Kotdure. (mm)
5.10. - 1	105	9	5,24	3,5
6.10. - 1	47	2,0	0,19	1,0
2	58	2,5	0,17	1,5
7.10. - 1	170	7,0	4,5	2,9
2	140	5,5	2,61	2,5
3	32	4,0	0,27	1,5
8.10. - 1	190	6,0	4,80	3,0
2	110	3,0	1,15	2,0
3	67	2,5	0,43	1,0
9.10. - 1	230	6,5	7,19	2,5
3	75	3,0	0,48	1,5
Teil 2 - 1	195	6,0	4,68	2,2
2	140	5,5	3,55	1,6
3	35	1,5	0,2	0,7

Is there a size-dependency in the predator-prey interaction of *Asterias rubens* and *Mytilus edulis*?

Julia Schubert; juliachristinaschubert@gmail.com
Tina Aschenbach; tina.aschenbach@web.de

Abstract

This study examines the complex structure of prey and predator interactions, which are regulated by a variety of factors. Here, we are focusing on the prey size preference of the starfish *Asterias rubens* and its prey, the bivalve *Mytilus edulis* and its dependency on the size of the predator. Both species co-occur in the Wadden Sea of Sylt, Germany, where our experiment took place. In the course of this study we found that individuals of *Asterias rubens* favor mid-sized individuals of *Mytilus edulis* independently of their own size. Furthermore, our study revealed that medium-sized sea stars show the highest amount of activity in general.

Introduction

The starfish *Asteria rubens*, an echinoderm, and the mussel *Mytilus edulis*, a bivalve, form a complex prey-predator relation in the Wadden Sea of Sylt (German Bight, North Sea) where *Mytilus edulis* populations can form extensive beds (Saier, 2001). *Asteria rubens*, as many starfish, feeds by opening the mussels' valves using its tube feet to attach and apply force on the mussel. When the two valves sufficiently open, *Asteria rubens* inserts its everted stomach into the mussel to digest its soft tissue with the help of digestive enzymes (Lewis, 2000). *Mytilus edulis* is the preferred prey of *Asterias rubens*. The mussels occur from the intertidal down to the subtidal zone, where they attach to hard substrate such as rocks with the help of thread-like structures, called byssal threads (Saier, 2001).

The aim of our study is to investigate whether a size-dependency in the predator-prey interaction of *Asterias rubens* and *Mytilus edulis* exists. Hence we are testing three hypotheses:

Firstly, individuals of *Asterias rubens* select their prey according to their size: Large starfish attack large mussels, medium starfish attack mid-size mussels and small starfish attack small mussels. Anger et. al (1977) gave evidence that small and large starfish select their prey in different manners. Additionally, Norberg & Tedengren (1995) showed, that starfish are highly adaptive to a change in environment and prey, being able to switch their attack strategy.

Secondly, individuals of *Asterias rubens* prefer, independently of their size, small individuals of the *Mytilus edulis*. A study, focusing on the prey-predator interaction of *Asteria rubens* and sea scallops, revealed that *Asteria rubens* appears to prefer small- to medium-sized scallops (Barbeau and Scheibling 1994a). We hypothesize that *Asteria rubens* might likewise prefer small individuals of *Mytilus edulis*, an easy prey, as they possibly have a weaker adductor muscle compared to large individuals.

Thirdly, individuals of *Asterias rubens* favor, independently of their size, large individuals of *Mytilus edulis*. A study by Dolmer (1998) showed that *Asteria rubens* prefers mussels that are about the mean size of the population itself or even larger. A likely explanation might be, that large individuals encompass a higher nutritional value and are thus predominantly selected.

Materials and Methods

The experiment in this publication was performed between the 2.10.2017 and the 12.10.17 at the Alfred-Wegener-Institute, which is part of the Wattenmeerstation Sylt, Germany.

To avoid undesirable variables and to be able to focus on the interaction between the two organisms discussed in this paper, the experiment

was conducted under laboratory conditions. The sea stars and mussels were kept separately. Furthermore, we isolated the smallest sea stars from the larger ones, to avoid potential cannibalism. Both species were collected at different locations. Whereas the 56 *Asteria rubens* individuals were collected by using a bottom dredge during a cruise with the research trailer Mya II from a depth of approximately 5m, the 74 individuals of *Mytilus edulis* were collected during low tide from a mixed sediment mudflat (Oddewatt) immediately north of the institute. Furthermore, empty shells of *M. edulis* were collected from the beach during low tide to examine and distinguish the behaviour of the tested starfish towards live mussels and mussel shells (negative control).

We divided both, *Asteria rubens* and *Mytilus edulis* into three size categories. Of all individuals 56 *Asteria rubens* 24 in the size range 1,5 - 2,5 cm were categorized as small, 18 as medium (4 - 5 cm), and 14 as large (5,5 - 7,5 cm). The size categories of the 74 *Mytilus* individuals were categorized as follows: 19 small (1 - 2 cm), 30 medium (2,5 - 3,5 cm), 25 large (4,5 - 5,5 cm). The length was determined as depicted in figure 1 measuring the size of one arm from the axel to the tip of the sea stars arm, in an outstretched way. The mussel size was measured along its' ventral length.

We tested six replicates for each of the 27 mussel – starfish combinations; each combination was tested in an separate aquarium (see figure 2): Small starfish and small mussel plus negative control (small empty shell), small starfish and medium mussel plus negative control (medium empty shell), small starfish and large mussel plus negative control (large empty shell), medium starfish and small mussel plus negative control (small empty shell), medium starfish and medium mussel plus negative control (medium empty shell), medium starfish and large mussel plus negative control (large empty shell), large starfish and small mussel plus negative control (small empty shell), large starfish and medium mussel plus negative control (medium empty shell), large starfish and large mussel plus negative control (large empty shell).

Each of the tested small individuals from *A. rubens* were each placed in a small tank with the dimensions of 10x10x10 cm. The medium

ranked individuals from *A. rubens* were each placed in tanks with the dimensions of 18x12x12 cm and the large individuals were each placed in tanks with the dimensions of 25x15x15 cm. The tanks were filled with fresh seawater, which was replaced before every run.

Before the start of the experiment, the organisms were allowed 15 min of acclimatisation in their respective tank. The sea stars were put in the middle of the tank and the empty shell (negative control) and the alive mussel were put in opposite sides of the tank (in the same distance to the sea star itself). The starfish were examined regarding their attacking behaviour for a time interval of 60 min. We noted whether the starfish attacked the mussel (yes/no) and how long the attack took (in min). We defined as an attack the characteristic clamp posture of the starfish around his mussel prey. The significance of the association sample – negative control was statistically tested via Fisher's exact test ($p < 0,05$).

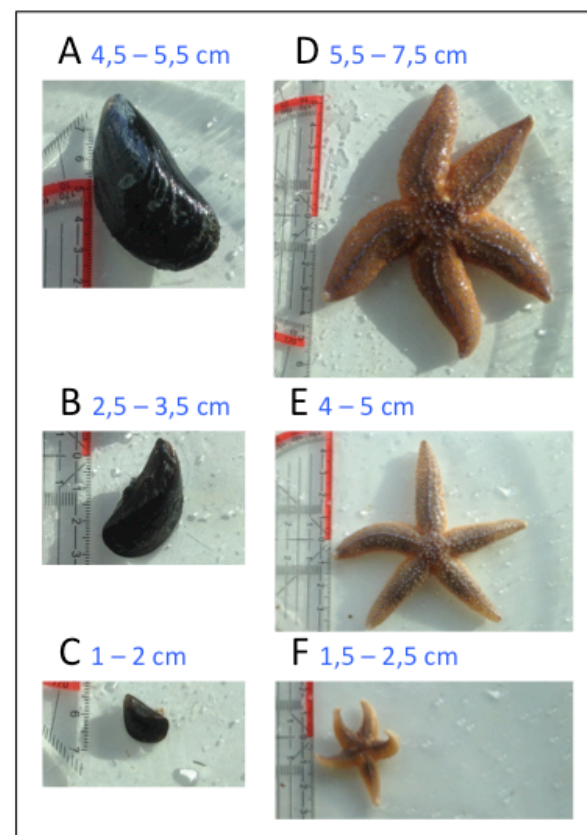


Fig. 1. Prey and predator were collected in three different sizes (small, mid-size and large). Individuals of *Mytilus edulis* (A large 4,5 – 5,5 cm; B mid-size 2,5 – 3,5 cm; C small 1 – 2 cm). The shells were cleaned of all attached substances like barnacles and algae before the experiment. Individuals of *Asterias rubens* (D large 5,5 – 7,5 cm; E mid-size 4 – 5 cm; F small 1,5 – 2,5 cm).

There are addition reasons for the bias in our study, such as the fact that the organisms where taken from their natural habitat and not observed in situ, which might lead to stress and possibly

abnormal behaviour. Furthermore, the sea stars were at different levels of nutrient deprivation, because they were not fed in between trials, but might have fed shortly before getting caught.

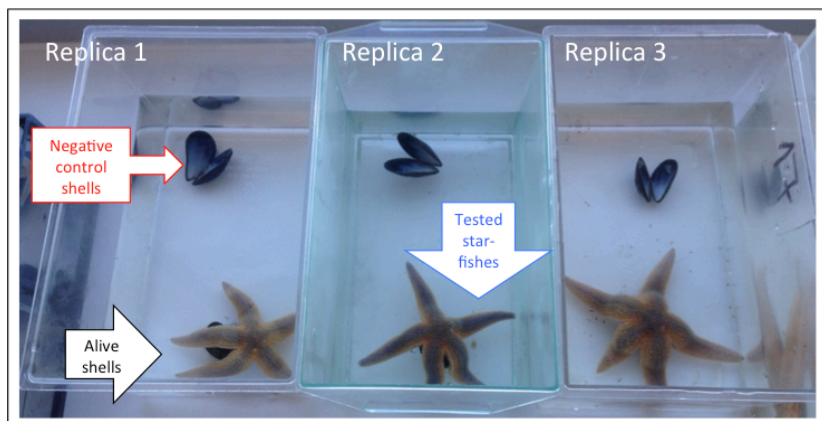


Fig. 2. The experimental set-up visualized by way of example for the combination medium sea shell medium starfish (replicates 1 to 3). At the beginning of the experiment, the shells were positioned at opposite sites of the aquarium and the starfish was placed in the middle. Possible attacks were noted in a timeframe of 60 minutes. Six replicates of each combination were tested under equal conditions.

Results

In general, we could clearly observe the characteristic feeding behavior of *Asterias rubens* in our test aquaria for all starfish sizes. When approaching an individual of *Mytilus edulis*, a quantity of starfish started an attack by claspung the mussel tightly (Figure 3A). Also, the extended stomach of the starfish became visible as depicted in figure 3B.

A majority of small-sized starfishes attacked mussels from the large category (see Figure 4). In all six replicates, the small starfish showed the typical attacking behaviour towards large individuals of *M. edulis*. Only 50 % of the small individuals attacked mussels of the small size ranged and only one of the six (17 %) small-sized individuals of *A. rubens* attacked the mussels in the 2,5 to 3,5 cm size range. The mid-size starfish attacked primary large mussels (83 %), whereas mid-size mussels and small mussels were attacked in only 66 % and 33 %, respectively, of the test runs. The large starfish showed a relatively

balanced attacking-behaviour: 50 % of the small and medium mussels were attacked and 33 % of the large mussels were attacked. None of the individuals of *A. rubens* show a sign of attacking behaviour towards an empty mussel shell.

Also we noted the attacking duration of the investigated individuals of *Asterias rubens* to check whether the differences in attacking probability result in diverse attacking strategies. Our results in this regard are displayed in figure 5. Small starfish showed to attack their shells for short periods, while large individuals of *Asterias rubens* stayed in attacking posture for the whole time interval once they caught their prey. Mid-size starfish showed to have an attack duration in-between.

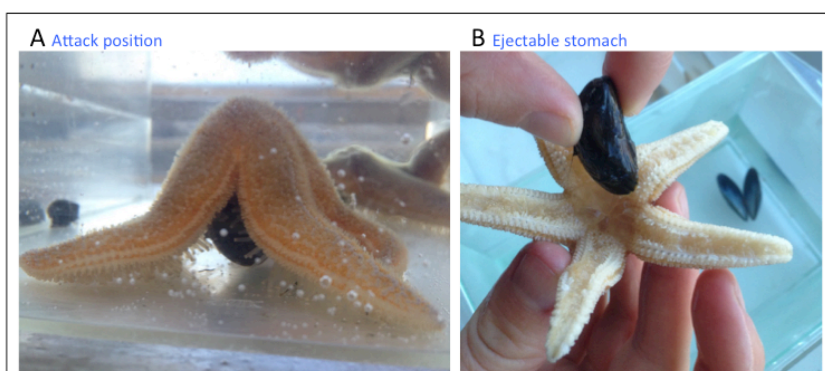


Fig. 3. When attacking, the starfish showed a characteristic behavior. A Tense clasp posture of an attacking starfish. B The extended stomach of the starfish after withdrawing his mussel prey.

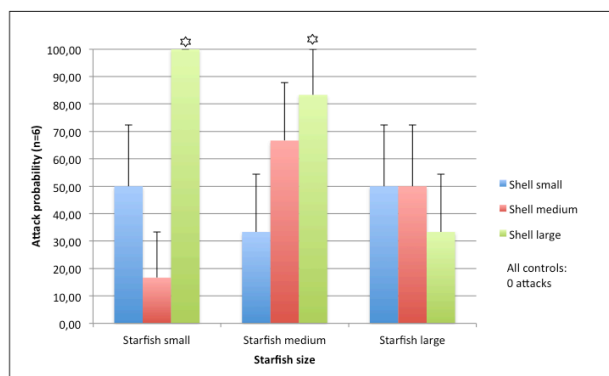


Fig. 4. The test of all starfish – sea shell combinations. The bar plots show the percentage of starfish that attacked the given mussel. Blue, red and green colour-coded bars represent small, medium or large shells, respectively.

Discussion

Our first hypothesis, individuals of *Asterias rubens* select their prey according to their size, can be rejected. As depicted in figure 4, individuals of *A. rubens* from all three size categories did not, in fact, attack only mussels in their respective size category, but also smaller or larger ones.

Our second hypothesis, individuals of *Asterias rubens* prefer, independently of their size, small individuals of the *Mytilus edulis*, can be likewise rejected. None of the starfish attacked small mussels the most (figure 4).

Does this implement that our third hypothesis, individuals of *Asterias rubens* favor, independently of their size, large individuals of *Mytilus edulis*, is the most likely? Our data give corresponding hint: Small starfish (100 % attack probability on large mussels) and medium starfish (83 % attack probability on large mussels) favored large mussels. However, large starfishes slightly preferred mid-size and small mussels to large mussels.

What conclusions can be drawn from our second criteria: the duration of the attack? Figure 5 shows the results to this effect. Small starfish tend to attack mussels compared to mid-size and large starfish for briefer time periods. Mid-size starfishes showed to be the most active predators and large starfishes stayed, once they attacked, for the whole recorded time period on their prey. Furthermore, our data indicate that mid-size starfish were the most active from our selection. This finding is in line with a study by Anger et. al (1977) that demonstrated that the average frequency of feeding is highly dependent on

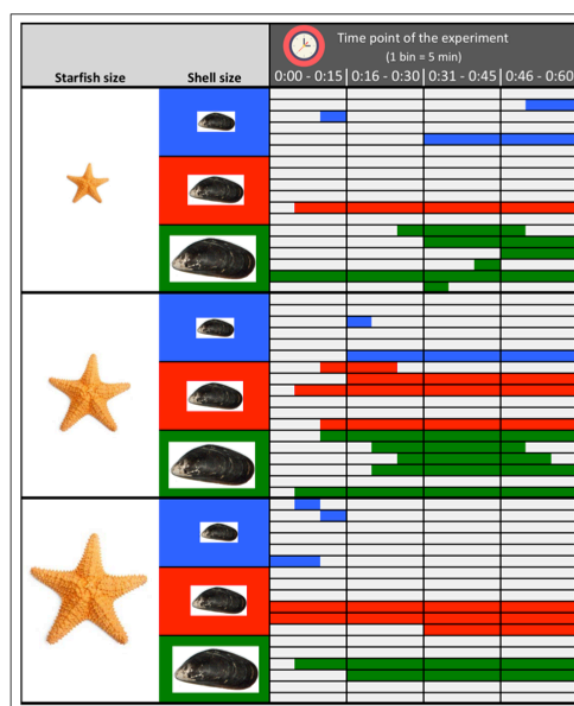


Fig. 5. The attack duration of the tested starfish – mussel combinations. In the horizontal, the time of the experiment (60 min) is displayed in bins of 5 minutes. The attack-duration of the starfish and its prey is color coded in blue (small mussel), red (mid-size mussel) and green (large mussel).

predator body size; it declines with growth. Correspondingly, we noted that the large starfish had a relatively low attacking probability. However, they stayed, once they attacked, fixed on their prey, whereas smaller starfish changed frequently their position on their prey to find an ideal clasp. This observation confirms the statement of Norberg & Tedengren (1995) that *Asterias* seems to be able to respond to mussel size and morphology by changing its attack strategy. If the starfish is not able to open the mussel by a short force pulse or by exhaustion, it seems to use a siege strategy and wait out its prey.

Our investigations raise several interesting questions referring to the feeding behaviour of *Asterias rubens*, for instance the implication of our assumption on the predator-prey densities in varying habitats and the general average time span of a starfish ingestion.

Literature cited

Anger, K., Rogal, U., Schriever, G., Valentin, C. (1977): In-situ investigations on the echinoderm *Asterias rubens* as a predator of soft-bottom communities in the western Baltic Sea

Barbeau, M.A. & Scheibling, R.E. (1994a): Behavioral mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*)

Dolmer, P. (1998): The interactions between bed structure of *Mytilus edulis* L. and the predator *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea) feeding on the mussel, *Mytilus edulis* L)

Lewis, C. (2000): *Asterias rubens*

Norberg, J. & Tedengren, M. (1995): Attack behaviour and predatory success of *Asterias rubens* L. related to differences in size and morphology of the prey mussel *Mytilus edulis* L.

Saier, B. (2001): Direct and indirect effects of seastars *Asterias rubens* on mussel beds (*Mytilus edulis*) in the Wadden Sea

Morphometrische Gehäuseausprägung bei *Littorina littorea* in Abhängigkeit zur Exposition des Standortes

Tina Heinrich; tinified@gmail.com
Philipp Sachse; ph.sachse@googlemail.com

Abstract

The large periwinkle *Littorina littorea* also known as common periwinkle is a common species to the Eulitoral and Sublitoral at the coasts of the Atlantic sea, North sea and Baltic sea. The focus of this research is the investigation of the influence of wave energy on the morphology of the gastropod shell. We investigate the shell size and thickness of populations of *L. littorea* from three habitats with different exposure to wave energy on the coast of the island Sylt at the town List (Germany). We found that the higher exposition to wave action at the locations mixed sediment mudflat and wave breaker has a direct influence of the morphological characters investigated resulting in an increasing height, width and thickness of *Littorina littorea* shells.

Einleitung

Die Gemeine Strandschnecke *Littorina littorea* ist ein häufiger Vertreter des Litorals der Nordsee. Dieser Vertreter der Littorinidae (Strandschnecken) besitzt meist ein dunkles teilweise gebändertes Gehäuse. Die bis zu 7 wenig gewölbten Umgänge können eine Gesamtgröße von bis zu 4 cm aufweisen. *L. littorea* ist auf Weich- und Hartböden vor allem an Algen und Steinen in der Gezeitenzone zu finden.

Für die Morphologie der Gehäuse konnte zwischen verschiedenen Standorten eine hohe Variabilität bezogen auf die verschiedene Ein-

flussfaktoren nachgewiesen werden. Hierbei spielt der Prädationsdruck in Abhängigkeit von der Versauerung der Ozeane (Bibby et al. 2007), die Populationsdichte (Kemp 1983) und die Salinität (Hylleberg 1978) eine entscheidende Rolle. Auch die Exposition, bezogen auf die wirkende Wellenenergie, hat laut (Hylleberg 1978, Kühn & Mau 2015) einen Einfluss auf die morphologische Ausprägung der Gehäuse. So wurde gezeigt, dass Standorte mit einem erhöhten Wellenschlag eine geringe Höhe und eine zunehmende Dicke des Gehäuses zur Folge haben.



Abb. 1. Karte der drei untersuchten Habitate vor der Sylter Küste. Erstellt mit ArcGIS.

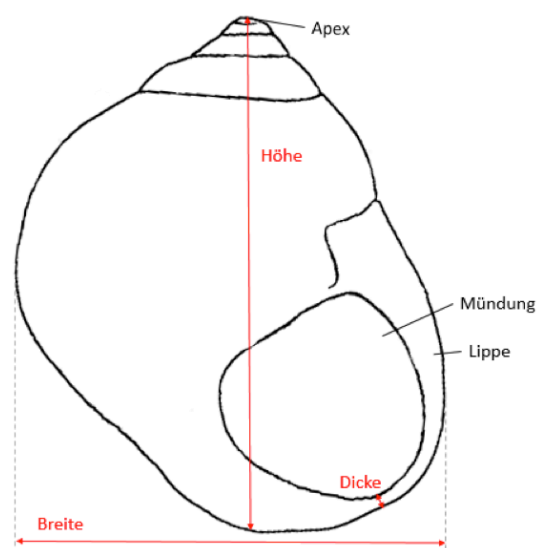


Abb. 2. Skizze zur Gehäusemorphologie von *Littorina littorea* und den verwendeten Maßen.

Material und Methoden

Als Untersuchungsorte dienten drei verschiedenen Habitate, das Schlickwatt (55° 01' 31.8" N 8° 25' 55.6" E) und das Mischwatt (55° 01' 28.1" N 8° 26' 12.2" E) und der Wellenbrecher vor dem Erlebniszentrum Naturgewalten in List (Sylt) (55° 01' 5.7" N 8° 26' 24.1" E) (Abb. 1). Beim Schlick- und Mischwatt handelt es sich um Weichsubstrate, wobei das Schlickwatt durch eine vorgelagerte Landzunge weniger stark der Wirkung der Wellenenergie ausgesetzt ist. Bei dem Wellenbrecher handelt es sich um ein Hartsubstrat. Die freiliegenden Flächen wurden jeweils bei Niedrigwasser nach *Littorina littorea* abgesucht. In den Watten erfolgte das Sammeln der Versuchstiere oberflächlich, vor allem an Algen oder leicht eingegraben im Sediment. Am Wellenbrecher mussten bei Niedrigwasser die Steine umgedreht werden, von denen dann die Individuen abgesammelt werden konnten. Das Sammeln der Gemeinen Strandschnecke erfolgte zwischen dem 05. - 08.10.2017.

Die gesammelten Individuen wurden anschließend im Labor mit einem Messschieber vermessen. Dabei wurden die Höhe vom Apex bis zum unteren Lippenrand, die Breite senkrecht zur Höhe an den breitesten Stellen der letzten Windung und die Dicke an der dünnsten Stelle der Lippe ermittelt (Abb. 2).

Um die Ausprägung der Gehäusemaße mit der Exposition zu den Gezeiten in Verbindung zu setzen und auf signifikante Unterschiede zwischen den jeweiligen Habitaten testen zu können, wurden nur lebende Individuen für die Auswertung

verwendet. Mit den Strömungen können leere Gehäuse in die Habitate eingetragen werden. Um eine Verzerrung der Daten durch nicht habitatspezifische, von Wellen eingetragene Gehäuse auszuschließen, wurden diese leeren Gehäuse bei der Auswertung der Daten nicht berücksichtigt. Ebenfalls aussortiert wurden Individuen mit beschädigten oder bewachsenen Gehäusen, an denen die Maße nicht wie oben beschrieben aufgenommen werden konnten, sowie Jungtiere unter einer Mindestgröße von 15 mm.

Die statistische Analyse erfolgte mit ANOVA (analysis of variance) ein statistisches Verfahren, welches auf große Stichprobengrößen angewendet werden kann um Unterschiede innerhalb und zwischen mehreren Untersuchungsgrößen aufzuzeigen. Mittels ANOVA können so komplexe Datenmengen auf ihre Varianzverteilung statistisch untersucht werden. Da die Untersuchung der unabhängigen Variable der Exposition auf die Morphologie des Gehäuses der Gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea* drei abhängige Variablen enthält (Höhe, Breite, Dicke) kommt eine multifraktionale Varianzanalyse zum Einsatz. Dies bewerkstelligten wir in unserer Untersuchung mit dem Datenanalyse-Programm „ezANOVA“, welches als Freeware im Internet zur freien Nutzung zur Verfügung stand (ezANOVA 2017).

Als Grundlage für ANOVA wurden die erfassten Daten zur Gehäuse Höhe, Breite und Dicke auf eine Normalverteilung untersucht.

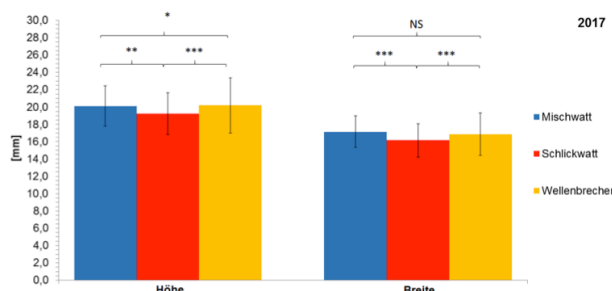


Abb. 3. Mittelwerte, Standardabweichung und Signifikanzlevel der Höhe und Breite des Gehäuses von *Littorina littorea*, gemessen an drei Standorten im Wattenmeer vor Sylt. Statistisch signifikante Unterschiede wurden mit „Dunn’s multiple comparison test“ berechnet, Signifikanzniveaus angegeben nach folgendem Schlüssel: *** = $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$; NS = $p < 1$.

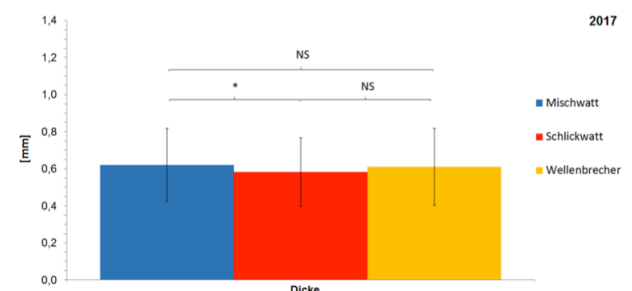


Abb. 4. Mittelwerte, Standardabweichung und Signifikanzlevel der Dicke des Gehäuses von *Littorina littorea*, gemessen an drei Standorten im Wattenmeer vor Sylt. Statistisch signifikante Unterschiede wurden mit „Dunn’s multiple comparison test“ berechnet, Signifikanzniveaus angegeben nach folgendem Schlüssel: *** = $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$; NS = $p < 1$.

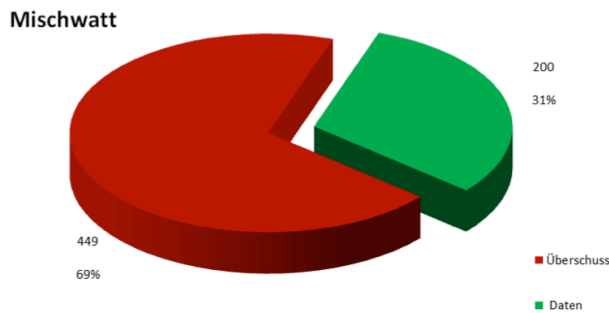


Abb. 5. Verteilung der entnommenen Individuen und der dafür notwendigen Exemplare, welche aus dem Mischwatt entnommen wurden. In Grün sind die 200 Individuen dargestellt und in Rot die aussortierten toten Exemplare bzw. Die Exemplare mit kaputten Gehäuse.

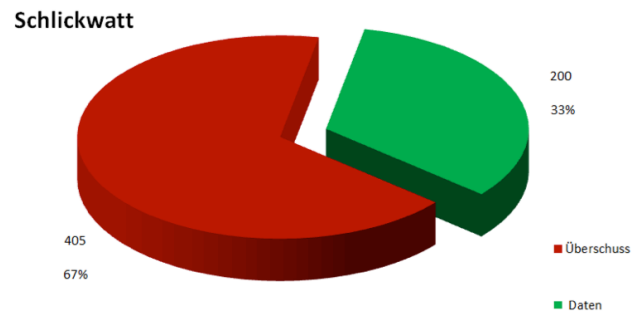


Abb. 6. Verteilung der entnommenen Individuen und der dafür notwendigen Exemplare, welche aus dem Schlickwatt entnommen wurden. In Grün sind die 200 Individuen dargestellt und in Rot die aussortierten toten Exemplare bzw. Die Exemplare mit kaputten Gehäuse.

Ergebnisse

Den drei unterschiedlich exponierten Standorte sind jeweils 200 Individuen entnommen wurden. Diese gleiche Anzahl entstammt einer unterschiedlichen Anzahl an eingesammelten Individuen aus denen die 200 Individuen hervorgingen. Dem Mischwatt mussten 649 Individuen entnommen werden. Dem Schlickwatt 605 und dem Wellenbrecher 536 Individuen. Dabei ist festzustellen, dass der Anteil toter Exemplare bzw. Exemplare mit kaputtem Gehäuse im Mischwatt mit 449 am höchsten ausfiel. Im Schlickwatt nahm die Anzahl mit 405 geringfügig ab und am Wellenbrecher war diese am geringsten mit 336 Exemplaren (siehe Abbildung 5-7).

Die ermittelten Ergebnisse wurden auf statistische Signifikanz mit nicht-parametrischen Tests (siehe Material & Methoden) untersucht und ergaben folgende Werte (Tabelle 1). Im Mischwatt wurde eine durchschnittliche Höhe des Gehäuses von 20,12 mm mit einer Standardabweichung von 2,31 mm ermittelt. Im Schlickwatt betrug die durchschnittliche Höhe des Gehäuses 19,23 mm mit einer Standardabweichung von 2,42 mm und an dem Wellenbrecher betrug die durchschnittliche Höhe des Gehäuses von 20,19 mm mit einer Standardabweichung von 3,17 mm. Die Untersuchung auf statistische Signifikanz zeigte, dass signifikante Unterschiede ($p < 0,01$) zwischen Mischwatt und Schlickwatt festzustellen waren. Das Mischwatt und der Wellenbrecher weisen eine statistische Signifikanz von $p < 0,05$ auf und das Schlickwatt und der Wellenbrecher eine statistische Signifikanz von $p < 0,001$ (Abb. 3). Die Breite der untersuchten Individuen der drei exponierten Standorte fiel ebenfalls unterschied-

lich aus. Es konnte eine durchschnittliche Breite des Gehäuses von 17,14 mm für das Mischwatt ermittelt werden. Die Standardabweichung betrug 1,83 mm. Im Schlickwatt betrug die durchschnittliche Breite des Gehäuses 16,15 mm mit einer Standardabweichung von 1,95 mm und für den Wellenbrecher konnte eine durchschnittliche Breite des Gehäuses von 16,86 mm mit einer Standardabweichung von 2,43 mm ermittelt werden. Hierbei wurden ebenfalls die statistischen Signifikanzen ermittelt. Beim Mischwatt und Schlickwatt betrug diese $p < 0,001$. Die ermittelten Einzelwerte von Mischwatt und Wellenbrecher weisen signifikante Unterschiede von $p < 1$ auf, welches ebenfalls für das Schlickwatt und Wellenbrecher ($p < 0,001$) ermittelt werden konnte (Abb. 3).

Den Abschluss der Untersuchung bildete die Ermittlung der durchschnittliche Dicke der Gehäuse an den drei exponierten Standorten. Es konnte für das Mischwatt eine durchschnittliche Dicke des Gehäuses von 0,62 mm mit einer Standardabweichung von 0,20 mm ermittelt werden. Im Schlickwatt betrug die durchschnittliche Dicke des Gehäuses 0,58 mm mit einer Standardabweichung von 0,19 mm und für den Wellenbrecher konnte eine durchschnittliche Dicke des Gehäuses von 0,61 mm mit einer Standardabweichung von 0,21 mm ermittelt werden. Die Ermittlung der statistischen Signifikanz ergab folgende Ergebnisse. Für das Mischwatt und Schlickwatt betrug diese $p < 0,05$. Die ermittelten Einzelwerte des Mischwatts und des Wellenbrechers sowie des Schlickwatts und des Wellenbrechers weisen keinerlei statistische Unterschiede ($p < 1$) auf (Abb. 4).

Im Vergleich zur Untersuchung der Gehäusemorphologie der Gemeinen Strandschnecke *L. littorea* durch Kühn & Mau (2015) konnten wir feststellen, dass die mittlere Gehäusehöhe im Mischwatt und an dem Wellenbrecher leicht höher ausfiel (+ 0,08 mm / + 0,64 mm), während im Schlickwatt eine Verringerung der durchschnittlichen Gehäusehöhe um - 1,14 mm festzustellen war. Jedoch fiel die Varianzbreite in den Stichproben der drei Standorte höher aus. Eine Verringerung des nächsten morphologischen Parameters der Breite, im Vergleich zu Kühn & Mau (2015) ist bei allen drei Standorten ermittelt worden (Mischwatt: - 1,46 mm / Schlickwatt: - 2,01 mm / Wellenbrecher: - 1,08 mm). Diese Tendenz der Verringerung der Mittelwerte eines Parameters ist ebenfalls bei der Dicke des Gehäuses dieser Untersuchung fest zu stellen (Mischwatt: - 0,14 mm / Schlickwatt: - 0,06 mm / Wellenbrecher: - 0,22 mm) (Tab. 1).

Des Weiteren wurde die Normalverteilung der Einzelwerte für die Höhe, Breite und Dicke des

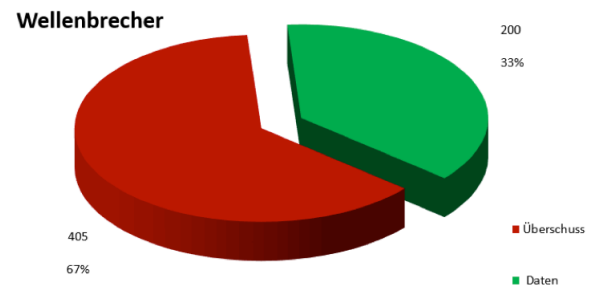


Abb. 7. Verteilung der entnommenen Individuen und der dafür notwendigen Exemplare, welche aus dem Wellenbrecher entnommen wurden. In Grün sind die 200 Individuen dargestellt und in Rot die aussortierten toten Exemplare bzw. Die Exemplare mit kaputten Gehäuse.

Gehäuses von *L. littorea* ermittelt (Abb. 8-10). Dabei ist festzustellen, dass alle Werte normal verteilt sind und der typischen Gauß-Kurve entsprechen. Deshalb kann die Anwendung der ANOVA zur Ermittlung der statistischen Signifikanz empfohlen werden.

Diskussion

Die notwenige Anzahl an Exemplaren der Gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea*, welche aus den drei verschiedenen Standorten entnommen werden mussten um die notwendigen Stichprobengröße von 200 lebenden Individuen zu erhalten, ergab einen ersten Hinweis auf die Unterschiede zwischen den Habitaten. Die hohe Anzahl an entnommenen Exemplaren von 449 im Mischwatt zeigte die offene, ungeschützte Lage der *L. Littorea*, d.h. die Gemeine Strandschnecke war im Mischwatt stark den Gezeiten und der damit verbundenen Wirkung der Wellenenergie ausgesetzt, was die hohe Anzahl an toten bzw. Exemplaren mit beschädigtem Gehäuse erklären könnte. Dies konnte bereits durch Kemp &

Bertnes (1984) gezeigt werden, dass bei schnell wachsenden Schnecken die Ausbildung der Gehäusedicke verringert ist und dies mit eine Ursache für die hohe Anzahl an beschädigten Gehäusen sein könnte. Sie interpretieren diese Erkenntnis mit einer fixen, maximalen Sekretion von Calciumcarbonat, welches zur Ausbildung des Gehäuses zur Verfügung steht. Im Bezug zu unserer Untersuchung bedeutet dies, dass die hohe Exposition im Mischwatt und dem damit verbundenen höheren Einfluss des Wellenschlags, die Schnecke in Ihrer Gehäuseausbildung durch die limitierte Sekretion von Calciumcarbonat eingeschränkt war. Somit überwiegt der Kräfteeinfluss des Wellenschlages gegenüber der Gehäuseausbildung von *L. Littorea*. Dies begründet, dass *L. Littorea* sich veranlasst sieht dickere Gehäuse gegen den höheren Einfluss des Wellenschlages zu entwickeln. Hierbei untermauerte es die Hypothese des erhöhten Dickenwachstums als morphologische Reaktion auf die Wirkung der Wellenenergie. Dies steht im Kontext mit der Erkenntnis in der Publikation von (Kühn & Mau 2015), wo eine Erhöhung der Gehäusehöhe

Tabelle 1. Mittelwerte und Standarabweichung für die Morphologie des Gehäuses an den drei Standorten der Exposition.

	Höhe [mm]	Breite [mm]	Dicke [mm]
Mischwatt	20,12 ± 2,30	17,13 ± 1,83	0,62 ± 0,20
Schlickwatt	19,22 ± 2,42	16,15 ± 1,95	0,58 ± 0,19
Wellenbrecher	20,18 ± 3,17	16,86 ± 2,43	0,64 ± 0,21

Schneckengehäuse und Wellengang

bei erhöhter Exposition postuliert wurde. Somit konnte beim Schlickwatt die Hypothese des erhöhten Dickenwachstums bei erhöhter Exposition untermauert werden. Abschließend konnte festgestellt werden, dass die Exposition in dem Wellenbrecher und der damit einhergehenden erhöhten Aussetzung gegenüber den Gezeiten, aufgrund des erhöhten Wellenschlages (Kühn & Mau 2015), ein erhöhtes Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum verursachte. Trotz zahlreicher Schutzmöglichkeiten, in Form von Zwischenräumen zwischen den Steinen sowie eines erhöhten Algenwachstums auf diesen Steinen (Beobachtung während der Sammlung von *L. littorea* an dem Wellenbrecher), welches eine geringere Ausprägung der morphologischen Parameter wie im Schlickwatt bedingen würde, kommt es hierbei zu dieser morphologisch stärker ausgeprägten Entwicklung. Ebenfalls konnte bereits durch Hylleberg (1987) nachgewiesen werden, dass eine erhöhte Exposition zu den Gezeiten in einem erhöhten Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum des Gehäuses resultiert. Dies untermauert unsere hypothetische Annahme ebenfalls.

Ein weitere Faktor, welche das Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum des Gehäuses beeinflussen könnte wäre der Prädator *Carcinus maenas* (Gemeine Strandkrabbe). Dieser sei ebenfalls ein Bewohner des Mischwatts (Schmidt & Schunke 2015) und beeinflusste die Gemeine Strandschnecke in Ihrer Abundanz und Vitalität stark (Bibby 2007). Dieser Prädator besäße durch seine Vagilität einen starken Einfluss, auch über seine Habitatgrenzen hinaus und könnte neben der Anpassung des Gehäuses, in Form von höherem Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum, auch zahlreiche beschädigte Gehäuse verursachen.

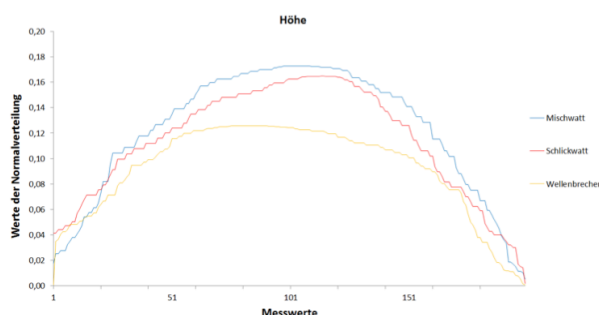


Abb. 8. Normalverteilung der Messwerte für die Höhe an den drei Standorten.

Im Zuge dessen, stellen befestigte Küstenbereiche (Wellenbrecher) geeignete Versteck- & Schutzmöglichkeiten dar, welche *L. littorea*, trotz der Anwesenheit des vagilen Prädator *C. maenas*, nutzen könnte um sich dem Prädationsdruck zu entziehen. Somit könnte trotz des hohen Einflusses des Wellenschlages am Standort Wellenbrecher ein höheres Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum ermöglicht werden. Jedoch wurde bereits postuliert, dass Prädationsdruck durch ein erhöhtes Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum vermindert werden könnte, da der Prädator *C. maenas* die Gemeine Strandschnecke mit einer Gehäusegröße > 18 mm nicht konsumiert (Hadlock 1980). Dies bedeutet, dass die Kombination aus vorhandenen Schutzmöglichkeiten und aktiver Schutzmaßnahmen, in Form von erhöhtem Gehäusewachstum, die hohe Anzahl an vitalen und größeren Gehäuse von *L. littorea* im Wellenbrecher verursachen könnte. Im Gegensatz dazu steht die offene Exposition der Strandschnecken im Mischwatt, wobei keinerlei Schutzmöglichkeiten vorhanden sind und die Kombination aus offener Lage und vagilem Prädator das Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum vermindern könnte.

Im Vergleich dazu stellt das Schlickwatt ein günstigeres Habitat für die Gemeine Strandschnecke dar. Hierbei konnte die geringere Exposition zum Wellenschlag durch die vorgelagerte Sandbank einen positiven Einfluss haben (Abb.1), verglichen mit dem Wellenschlag im Wellenbrecher. Somit könnte ein erhöhtes Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum durch die Gemeine Strandschnecke in diesem Habitat ermöglicht werden, trotz geringerer Schutzmöglichkeiten vor dem vagilen Prädator *C. maenas*.

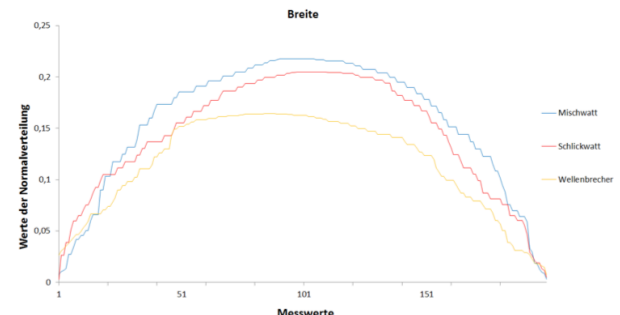


Abb. 9. Normalverteilung der Messwerte für die Breite an den drei Standorten.

Dies untermauert die Ergebnisse bezüglich Höhe, Breite und Dicke des Gehäuses, da die Schutzmöglichkeiten und die geringere Exposition zum Wellenschlag eine morphologisch, stärkere Ausprägung nicht zwingend notwendig mache. Dies zeigte sich in allen drei untersuchten, morphologischen Kategorien, welche alle am niedrigsten ausgefallen waren. Inwieweit sich die Balance zwischen den gegensätzlichen Faktoren des erhöhten Prädationsdrucks und der geringeren Exposition auf das Gehäusewachstum von *L. littorea* auswirkt, konnte somit nicht eindeutig geklärt werden. Jedoch konnte gezeigt werden, dass die Exposition im Schlickwatt, mit einem weniger stark ausgeprägten Wellenschlag, ebenfalls einen Einfluss hatte, welcher sich aber geringer in der Morphologie der Gemeinen Strandschnecke widerspiegelte.

Diese Feststellung konnte durch die Berechnung des Dicke-Höhe-Verhältnis untermauert werden. Das Schlickwatt mit seinem Dicke-Höhe-Verhältnis von 0,0323 unterstützt unsere Hypothese, da der geringe Einfluss des Wellenschlags auf die Gehäuse von *L. littorea* ein geringeres Dicke-Höhe-Verhältnis verursachen würde. Das Dicke-Höhe-Verhältnis im Mischwatt von 0,0447 zeigte die geringe Ausbildung der Dicke im Verhältnis zur Höhe, welches eine geringe Ausbildung der Dicke des Gehäuses durch den hohen Einfluss des Wellenschlags aufweist. Dies steht im Widerspruch zu unserer Hypothese. Jedoch konnte im Wertebereich < 16 mm der Höhe ein geringeres Dicke-Höhe-Verhältnis festgestellt als in den beiden anderen Standorten. Dies würde wiederum unsere Hypothese eines erhöhten Dickenwachstums bei erhöhter Exposition stützen. Der Wellenbrecher mit seinem geringsten Dicke-Höhe-Verhältnis von 0,0311 entkräftet wiederum unsere Hypothese, da hier

der größte Einfluss durch den Wellenschlag festzustellen war. Dies konnte aber an den vorhandenen Schutzmöglichkeiten im Wellenbrecher liegen, welches in einer geringeren Ausbildung der Dicke des Gehäuses resultierte.

Die Unterschiede der morphologischen Ausprägung in unserer Untersuchung zur Studie der Gehäusmorphologie der Gemeinen Strandschnecke *L. littorea* durch Kühn & Mau (2015) können daher nur mit einem geringeren Prädationsdruck erklärt werden. Weiterhin könnte die Verringerung der Gehäusedicke in unserer Untersuchung auf die geringere Stichprobengröße von 200 Individuen am Wellenbrecher verglichen mit den Daten von 2015 (314 Individuen) zurück zu führen sein. Hierbei wurden unsererseits nicht ausreichend Exemplare vermessen, welche als ermittelte Einzelwerte die Ergebnisse bezüglich Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum erhöhen könnten. Jedoch war die Vergleichbarkeit unserer ermittelten Werte, aufgrund der identischen Stichproben von 200 Individuen als höher zu bewerten. Weiterhin stellte die Austerbank von Kühn & Mau (2015), ein in seiner Exposition stärker den Gezeiten ausgesetztes Habitat dar, als das von uns untersuchte Mischwatt, so dass eine direkte Vergleichbarkeit der Werte als nicht hinreichend gut bewertet werden musste.

Zusammenfassend ist zu sagen, dass ein erhöhtes Höhen-/Breiten- und Dickenwachstum der Gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea* bei erhöhter Exposition zu den Gezeiten für den Wellenbrecher und das Mischwatt gezeigt werden konnten. Im Kontrast dazu ist diese Hypothese für das Schlickwatt abzulehnen. Jedoch spielen

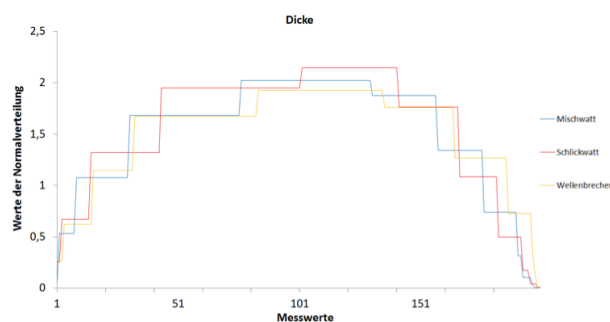


Abb. 10. Normalverteilung der Messwerte für die Dicke an den drei Standorten.

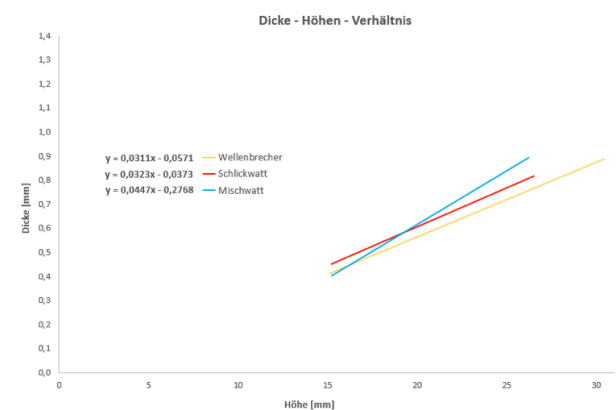


Abb. 11. Dicke-Höhen-Verhältnis der Gehäuse für die drei Standorte.

hierbei neben dem Einfluss der Gezeiten, auch weitere Faktoren eine Rolle, welche in Zukunft genauer untersucht werden sollten um unsere Hypothese zu untermauern. Falls diese Faktoren (Prädation, Schutz- & Rückzugsmöglichkeiten) keinerlei Korrelation mit der Gehäuseausbildung

der Gemeinen Strandschnecke *Littorina littorea* aufweisen, kann unsere Hypothese als korrekt angesehen werden und steht in einer Reihe mit den Erkenntnissen von Kemp & Bertnes (1984), Hylleberg (1987) und (Kühn & Mau 2015).

Literatur

ArcGIS Online Kartenerstellungswerkzeug, <https://www.arcgis.com/features/index.html> verfügbar am 09.10.2017, 16.25 Uhr.

Bibby, R. et al. (2007): Ocean acidification disrupts induced defences in the intertidal gastropod *Littorina littorea*. *Biology Letters*, 3: 699-701.

ezANOVA, free program for analyzing data, <http://www.cabiatl.com/micro/ezanova/>: verfügbar am 08.10.2017, 10.38 Uhr.

Hadlock, R. P. (1980). Alarm response of the intertidal snail *Littorina littorea* (L.) to predation by the crab *Carcinus maenas* (L.). *The Biological Bulletin*, 159(2): 269-279.

Hylleberg, J., Christensen, J.T. (1978): Factors affecting the intraspecific competition and size distribution of the periwinkle, *Littorina littorea* (L.) *Natura Jutlandica*, 20: 193-202.

Kemp, P., Bertness, M.D. (1984): Snail shape and growth rates: Evidence for plastic shell allometry in *Littorina littorea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81: 811-813.

Kühn, J., Mau, M. (2015): Morphometrische Gehäuseunterschiede bei *Littorina littorea* an verschieden exponierten Standorten. (List, Sylt). *Proceedings in Marine Biology*, 2: 1-5.

Schmidt, M., Schunke, V. (2015): Analysing consumption rate and prey preferences of *Carcinus maenas* L. (List, Sylt). *Proceedings in Marine Biology*, 2: 25-30.

Comparison of the Composition of Three Polychaete Communities from different Habitats in the Ecosystem Wadden Sea (List, Sylt)

Christin Hemmerling; ch.hemmerling@hotmail.de
Sabine Wiesner; sabine.wiesner@hotmail.de

Abstract

In order to test whether different habitats in the Wadden Sea are characterized by different polychaete communities, we identified all polychaete species from three different habitats in List, Sylt. We chose one habitat which can be categorized as a mudflat, one mixed sediment mudflat and one sand flat. To show the composition of the polychaete communities, we calculated the dominance of species, determined the Shannon-Weaver diversity index for each habitat and compared each habitat with another via the Renkonen index. Our dataset showed different dominant species for each habitat and a varying distribution of polychaete species in general. However, our dataset does not provide the expected results and shows no significance. Therefore, general assumptions about the effect of a different habitat, and a different particle size, can not be made. The diversity in the polychaete communities were not as high as expected. Further studies have to be made which include more samples over a longer period.

Introduction

Polychaetes are an animal group present in all kinds of marine habitats. They expanded into estuaries and meiofauna systems. This class of animals shows a variety of adaptations in order to conquer all kinds of modes of life. Usually, they are the one of the most abundant taxon present in the benthos regarding the number of species and their numerical abundance. Additionally, they can be attached to all kinds of substrates or live within the benthos besides being present as pelagial forms. Those species living in the benthos can be vagile, hemi-sessile or sessile and can therefore contribute to different trophic levels, e.g. utilising sediment or acting as predators or deposit-feeders (Hartmann-Schröder, 1996).

A huge variety of polychaetes can be found in the tidal flats of the North Sea (Hartmann-Schröder, 1996). Here, they are confronted with changing environments, being exposed to different temperatures, salinities and water levels (Reise, 1985; Semeniuk, 2005). The tidal cycle determines the exposure to those rather harsh conditions. The currents generated by this cycle determine the distribution of particles and therefore lead to the assemblage of different kinds of substrate. These

substrates can be categorised by their particle size. Particles ranging from 2 to 0.063 mm size are considered to be sand, whereas particles with 0.063 to 0.002 mm in diameter are called silt (Reise, 1985). Due to the currents, these tidal flats are important sedimentation areas and enable the formation of specific endo- and epibenthic communities. With the semi-diurnal tides and the therefore high availability of organic substances, a lot of oxygen is consumed leading to a limitation of oxygen content of the pore water (Ingole, 2005). Particle size and substrate quality are also important limitation factors leading to a distinct distribution and zonation of species (Semeniuk, 2005).

Polychaetes may also be used as indicators for environment disturbance (Samuelson, 2001) and marine pollution (Dean, 2008). Therefore, they are used as model organisms to show effects of pollution and anthropogenic influences (Dean, 2008).

In order to compare the distribution of polychaetes and the species present at one site, a baseline has to be generated to show which species are generally abundant or exist there at all. To give

an overview about one particular site and to show the influence of habitats on the species variety, we looked at three different habitats in close proximity to each other which differed in their particle size and can be categorised as sand flat,

mudflat and mixed sediment mudflat. Our hypothesis is that the polychaete communities differ in their composition according to the substrate they are living on.

Material und Methoden

Study area

As study site served the Oddewatt at List, Sylt (Germany), which is located in the northern part of the Wadden Sea close to the Danish border (Fig.1). Sylt is part of the cold temperate region with a mean annual air temperature of 8.1 °C, an annual precipitation of 731 mm and a mean wind velocity of 6 m s⁻¹ (Reise, 1985). Mean annual water temperature is about 9°C and salinity is about 30 ‰ (Reise et al., 1994). Tides are semi-diurnal separated by 12.4 h on average (Reise, 1985) with an amplitude of 1.8 m (Reise et al., 1994), while the average difference between neap and spring tide is only about 17 cm (Reise, 1985).

Sampling

Sampling took place from October 5th, 2017 till October 8th, 2017. Three different habitats were chosen: sand flat (55°1'34" N 8°26'10" O), mudflat (55°1'30" N 8°25'25" O) and mixed sediment mudflat (55°1'19" N 8°26'17" O) (Fig. 1). The sand flat is characterized by a grain size of about 0.5 mm, a mean soil temperature of 11.3 °C and a mean depth of the oxidation layer at ca. 4.3 cm below the sediment surface. The mudflat is characterized by a grain size of about 0.25 mm, a mean soil temperature of 12 °C and a mean depth of the oxidation layer at ca. 2.7 cm. The mixed sediment mudflat is characterized by a grain size of less than 0.063 mm, a mean soil temperature of 11 °C and a mean depth of the

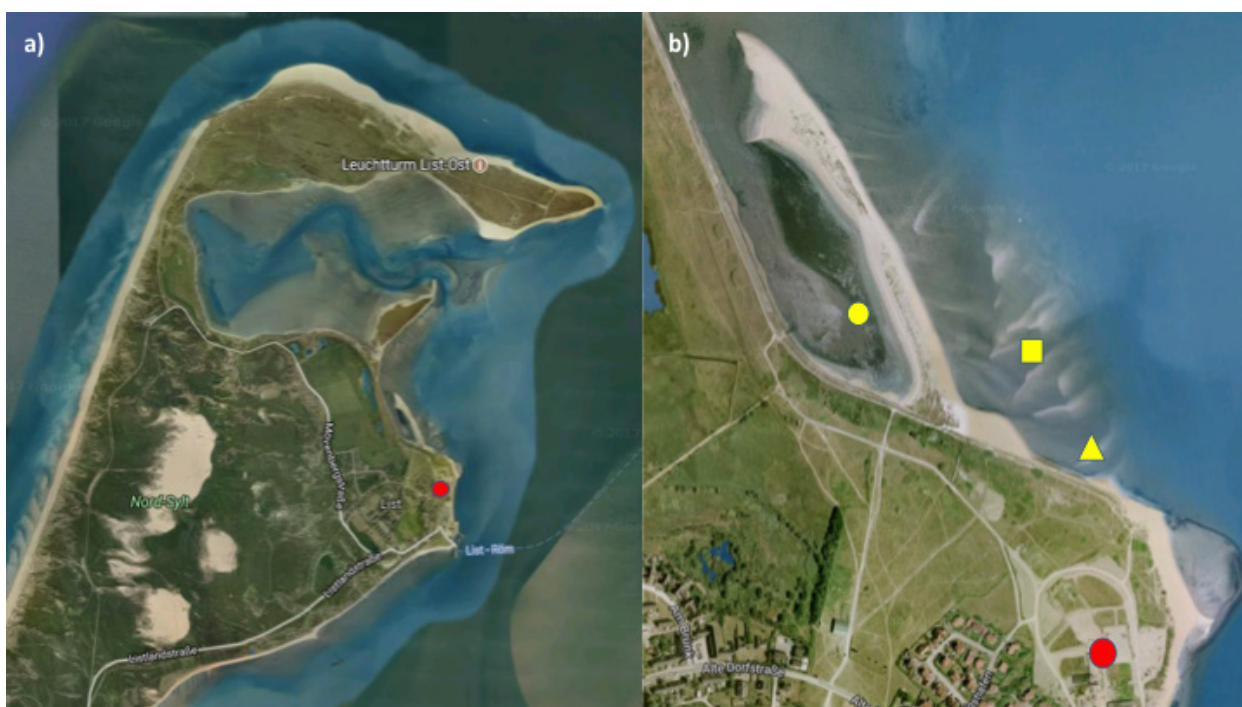


Fig. 1. a) Northern area of Sylt. Red dot = Alfred-Wegener-Institut Sylt. b) Location of the three sampled habitats. Yellow circle = mudflat (55°1'30" N 8°25'25" O), yellow square = sand flat (55°1'34" N 8°26'10" O), yellow triangle = mixed sediment mudflat (55°1'19" N 8°26'17" O). Red dot = Alfred-Wegener-Institut Sylt. Source: <https://www.google.de/maps/@55.0356298,8.4328897,5403m/data=!3m1!1e3> (adapted)

oxidation layer at ca. 2.5 cm. Per habitat four samples were taken with a box corer (14 cm x 15 cm x 30 cm) at a distance of approximately 1.5 m of each sample. Soil samples were then sieved in the lab (mesh size 1 mm and 0.25 mm) and polychaetes were picked carefully with tweezers and stored in seawater-filled petri dishes for further analysis. For species identification, a dissecting microscope was used.

Since the box corer did not allow for sampling equal sediment volumes throughout, the number of collected individuals from a given volume was extrapolated to ten litres of sediment to compare the data.

Data analysis

Dominance (D)

The dominance measures the relative frequency of a taxon in relation to the total number of taxa in a habitat (Mühlenberg, 1993) and is defined by $D (\%) = n * 100 / N$, where n represents the number of individuals of a taxon and N represents the total number of individuals in a sample. The classification of dominance was categorised according to a logarithmic relation between the number of individuals and taxa (Engelmann, 1987): eudominant = 32,0 – 100 %, dominant = 10,0 – 31,9 %, subdominant = 3,2 – 9,9 %, receding = 1,0 – 3,1 %, subreceding = 0,32 – 0,99 %, sporadic = < 0,32 %.

Shannon index (HS)

The Shannon Index (Shannon & Weaver, 1967) is a widely used measure of biological diversity (Chao & Shen, 2003) and is defined by $HS = - \sum p_i * \ln(p_i)$, where p_i is the proportion of taxa in the total population. If the number of individuals is evenly distributed across a high number of taxa

HS is high indicating a great diversity, whereas a low index characterizes a small diversity as follows: high = $HS > 4$, good = $3 < HS \leq 4$, moderate = $2 < HS \leq 3$, poor = $1 < HS \leq 2$, bad = $HS \leq 1$ (Zettler et al., 2007).

Renkonen similarity index (P)

The Renkonen similarity index compares the congruence of two species communities in different habitats and is defined by

$$P (\%) = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B}$$

with $D = n_A/NA$ and n_B/NB , respectively where $\min D_{A,B}$ represents the sum of the smaller dominance value of mutual species of both habitats A and B, i represents one species, G is the number of mutual species in both habitats, $n_{A,B}$ is the number of individuals of species i in habitat A and B and NA,B is the overall number of individuals of habitat A and B (Hübner, 2007). The index ranges from 0 (no mutual species in both habitats) to 1 (same species composition in both habitats) and also considers whether the mutual species occur in the same proportions (Seda & Devetter, 2000).

Statistical analysis

We first performed a Shapiro-Wilk test to evaluate whether the data was normally distributed. Since this was not the case we performed a Kruskal-Wallis test to monitor whether a significant difference between the polychaete communities in the three habitats exists. The programme R (version 3.4.2) was used for statistical analysis.

Table 1. Abundance [individuals per 10 litres soil] and relative abundance of the polychaete species composition of the intertidal mudflat habitat.

Species	Abundance [per 10 litres soil]	Relative abundance [%]
<i>Arenicola marina</i>	5 ± 1	18
<i>Hediste diversicolor</i>	21 ± 2	71
<i>Phyllodoce maculata</i>	2 ± 1	5
<i>Polydora spec.</i>	2 ± 1	5

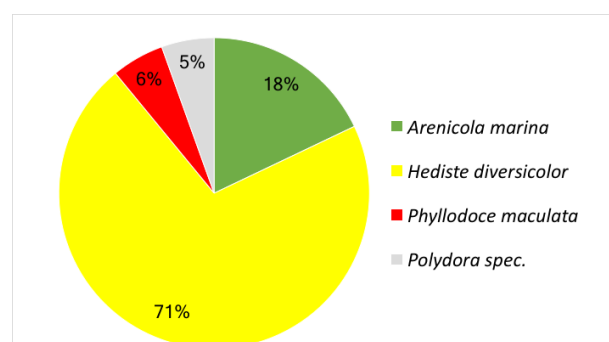


Fig. 2. Dominance (relative abundance) of the polychaete species composition of the mudflat habitat in the Odde Watt at List, Sylt (Germany). In total four species were found. *Hediste diversicolor* is with 71 % an eudominant species. *Arenicola marina* is with 18 % a dominant occurring species, while *Polydora spec.* (5 %) and *Phyllodoce maculata* (6 %) are subdominant species.

Results

To test whether the polychaete species have different distributions among the three habitats, we calculated the dominance (D) (see materials and methods) of every species present in one habitat. This dominance is synonymous to the relative abundance of a species in correlation to the total amount of individuals found in one habitat. Therefore, it shows which species is most dominant.

In the mudflat we found four species in total. *Hediste diversicolor* was the most dominant species representing approximately 70% of all individuals (Fig. 2). Thus, it is a eudominant species in this habitat. *Arenicola marina* on the other hand only constitutes about 18%, hence it is not eudominant but only dominant (Fig. 2). The remaining two species, *Phyllodoce maculata* and *Polydora spec.* represented about 5% each of all individuals in the mudflat. Therefore, the latter species are subdominant (Fig. 2). Exact values can be seen in Table 1.

In the mixed sediment mudflat, *Capitella capitata* was the most dominant species with about 70% (Fig. 3) making it as dominant as *H. diversicolor* in the mudflats. In the mixed sediment mudflats, *H. diversicolor* was represented by about 18% of all individuals; therefore it is only dominant in this habitat (Fig. 3). *Arenicola marina*, which is one of the most abundant species in the Wadden Sea (Beukema, 1976; Reise, 1985), only yielded about 9% of the individuals; thus this species is subdominant in the mixed sediment mudflats (Fig. 3). The other two species that we found in the mixed sediment mudflats were *Phyllodoce*

maculata and *Scoloplos armiger*. These two were quite rare and only represented approximately 1% and 2% of all individuals, respectively (Fig. 3). Therefore, they were categorized as receding. Exact values can be seen in Table 2.

In the sand flat, where we found three species in total, *Scolecipis squamata* was most abundant representing approximately 77% of all found individuals. Hence, it is a eudominant species like *H. diversicolor* in the mudflats and *C. capitata* in the mixed sediment mudflats (Fig. 4). The other two species that we found were *H. diversicolor* and *Eteone longa*. *H. diversicolor* represented about 21% whereas *E. longa* made up approximately 2%. It can be said that *H. diversicolor* was a dominant species whereas *E. longa* was a receding one (Fig. 4). The exact values can be seen in Table 3.

In order to make a statement about the diversity of the three habitats, we calculated the Shannon-Weaver-Index (see materials and methods). Due to the relatively low number of species found, it is evident that these indices were quite low. The diversity index for the mudflat was $0,91 \pm 0,79$; for the mixed sediment mudflats $1,29 \pm 0,51$ and for the sand flats $0,56 \pm 0,47$ (Table 4).

To compare the three habitats to each other, we calculated the Renkonen index which represents the similarity of one habitat to another (see materials and methods). The lowest Renkonen index, i.e. the lowest similarity appeared in the com-

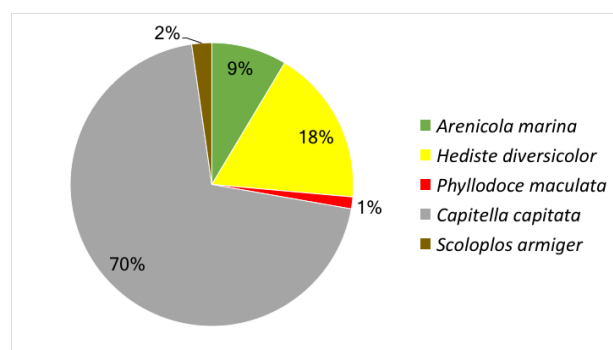


Fig. 3. Dominance (relative abundance) of the polychaete species composition of the mixed sediment mudflat habitat. In total five species were found. *Capitella capitata* is with 70 % an eudominant species, while *Hediste diversicolor* (18 %) is categorised as a dominant species. *Arenicola marina* (9 %) is categorised as a subdominant species. *Scoloplos armiger* (2 %) and *Phyllodoce maculata* (1 %) are receding species.

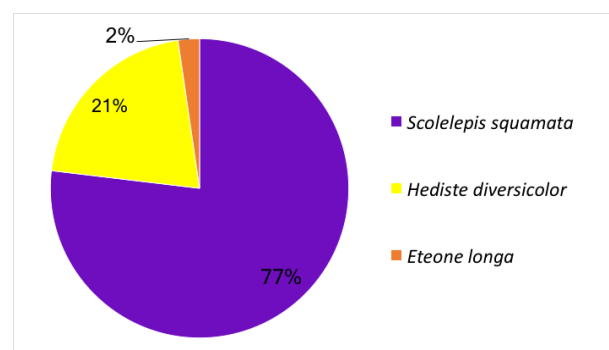


Fig. 4. Dominance (relative abundance) of the polychaete species composition of the sand flat habitat. In total three species were found. *Scolecipis squamata* is with 77 % an eudominant occurring species, while *Hediste diversicolor* (21 %) is categorised as a dominant species. *Eteone longa* (2 %) is a receding species.

parison of the sand flats to the mixed sediment mudflats with a value of about ca. 0.19. For the comparison of the sand flats to the mudflats, the Renkonen index was about 0.23, therefore higher than the previous one. The highest Renkonen

index of all three was when the mixed sediment mudflats were compared to the mudflats, about 0.28 (Table 5). The highest score than can be reached with the Renkonen index would be 1 and shows a 100% similarity.

Discussion

According to our dataset, it is obvious that all three habitats only slightly overlapped in their composition of polychaete species. For instance, *Hediste diversicolor* was the only species present in all three habitats whereas species like *Scoelepis squamata* or *Capitella capitata* could only be found in one habitat, respectively (Fig. 3, 4, 5). Additionally, the overall amount of polychaetes species found was differing. For example, in the mixed sediment mudflat, five species were identified whereas in the sand flat only three species were found (Fig. 3, 4, 5).

Every habitat had a eudominant species, e.g. *Hediste diversicolor* in the mudflats. They represented about 70% of all individuals. However, there were several species that were present in a dominant or even receding way (Table 1, 2 and 3). Thus, it can be assumed that one species dominates in one habitat whereas the others were relatively small in number. On the other hand, we did not find any sporadic species whose relative abundance would have been less than 0.32%. But this might be due to our low number of samples and the generally low number of species found

with our collection method. It is also quite interesting that we did not find any other predators than *H. diversicolor*, e.g. *Nephtys hombergii* which is one prominent polychaete predator in tidal flats (Gehrmann, 2011; Beukema, 1987). In general, it can be assumed that all three habitats differed in their eudominant species and also in their number of identified species.

Regarding the diversity, it should be noted that the Shannon-Weaver indices for each habitat (Table 4) are relatively low in comparison to the results of e.g. Neumann et al. (2009). This study compared the diversity of epifauna in four habitats and the Shannon-Weaver indices varied from approximately 2 to 3 which is several times higher than what we calculated based on our dataset. The standard deviations for each index are quite high as well. Therefore, it is adamant that our findings should be revised and verified by another group of researchers. It is also possible that our limitation (in time, means and samples) is affecting our measure of diversity on a larger scale than we originally expected. For instance,

Table 2. Abundance [individuals per 10 litres soil] and relative abundance of the polychaete species composition of the mixed sediment mudflat habitat.

Species	Abundance [per 10 litres soil]	Relative abundance [%]
<i>Arenicola marina</i>	30 ± 1	9
<i>Capitella capitata</i>	246 ± 25	70
<i>Hediste diversicolor</i>	63 ± 3	18
<i>Phyllodoce maculata</i>	5 ± 1	1
<i>Scoloplos armiger</i>	8 ± 3	2

Table 3. Abundance [individuals per 10 litres soil] and relative abundance of the polychaete species composition of the sand flat habitat.

Species	Abundance [per 10 litres soil]	Relative abundance [%]
<i>Eteone longa</i>	2 ± 1	2
<i>Hediste diversicolor</i>	20 ± 4	21
<i>Scoelepis squamata</i>	63 ± 1	77

some polychaete species like *Nephtys hombergii* were not found in any sample although this predator is quite abundant (Gehrmann, 2011; Hartmann-Schröder, 1996).

To compare the similarity between all three habitats and to make a statement about whether the different particle sizes have an effect of the distribution of polychaete species, we calculated the Renkonen indices in order to show the congruence between two habitats at once. First of all, we compared the sand flats to the mixed sediment mudflats. Only by considering the species that are present in each habitat, it is obvious that these two habitats are quite dissimilar. This is shown by a Renkonen index of about 0.19 which means that these two habitats overlap in their species distribution only for about 20% (Table 5). The only species present in both habitats is *H. diversicolor*. A similar Renkonen index was calculated when comparing the sand flats to the mudflats. Here, the index is 0.23 which is still very small (Table 5). However, these two habitats are a little bit more similar to each other than the previous two. The highest Renkonen index was reached when comparing the mudflats with the mixed sediment mudflats. Here, the index is 0.28 which is small as well. In general, the Renkonen indices are quite small meaning that all three habitats show small similarity in their species distribution. Therefore, they are distinct from each other and we can assume that the habitat characteristics, especially the particle size, have an effect on the

distribution of polychaete species. The particle size correlates with a lot of other characteristics, e.g. the amount of water accessible, the diversity of species, the general biomass and the abundance of species (McLachlan, 1996). Thus, it is not that unlikely that our three different habitats show distinct distribution of polychaete species due to their substrate characteristics.

However, we analysed our data statistically to show whether these differences are significant enough to pose such assumptions. We used a Kruskal-Wallis test to show the significance of the differences between the three habitats. Unfortunately, the significance value, or p-value, was higher than what is normally accepted to be significant. Mostly, a p-value of about 0.05 is quite common to show significance for a dataset. For our dataset, we used the absolute numbers of individuals present in all three habitats, respectively, and calculated a p-value of about 0.2. Hence, the differences that we showed using the Renkonen indices are not reliable or significant to deduce statements about the variety of polychaete communities. Therefore, we cannot confirm our hypothesis that polychaete communities vary according to the substrate that they live on.

Additionally, we may have missed some individuals by using the described extraction methods (see materials and methods) because they were too small and got entangled in the sieve (see also Gage, et al., 2002). Therefore, the total number of individuals per species might be a lot bigger. In general, our dataset showed that we could identify different dominant species for our three habitats. We identified seven species which differed in their abundance and distribution according to the habitats. Therefore, we can qualitatively assume that mudflats, mixed sediment mudflats and sand flats vary in their composition of polychaete communities. To verify these findings statistically, more wide-spread studies have to be made that include more samples for each habitat.

Table 4. Shannon-Weaver diversity index (H_s) of the three polychaete communities of the differing habitats. The index value ranges from 0 to 4 as follows: high = $H_s > 4$, good = $3 < H_s \leq 4$, moderate = $2 < H_s \leq 3$, poor = $1 < H_s \leq 2$, bad = $H_s \leq 1$.

Habitat type	H_s
mudflat habitat	0.91 ± 0.79
mixed sediment mudflat	1.29 ± 0.51
sand flat	0.56 ± 0.47

Table 5. Similarity of the three polychaete communities of the differing habitats according to the Renkonen similarity index (P). The index ranges from 0 (no mutual species in both habitats) to 1 (same species composition in both habitats).

Compared habitat types	P
mudflat habitat - mixed sediment mudflat	0.28
mudflat habitat – sand flat	0.23
mixed sediment mudflat - sand flat	0.19

Literature cited

- Beukema, J.J. (1987): Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergii* on the abundance of other polychaetes. Marine Ecology Progress Series, 40: 95-101.
- Buchsbaum, R. (1987): Animals Without Backbones, 3rd ed. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Chao, A., & Shen, T. J. (2003): Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. Environmental and ecological statistics, 10(4): 429-443.
- Dean, H.K. (2008): The use of polychaetes (Annelida) as indicator species of marine pollution: a review. Revista de Biologia Tropical, 56: 11-38.
- Engelmann, H. D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. Pedobiologia.
- Gage, J.D.; Hughes, D.J.; Gonzalez Vecino, J.L.: Sieve size influence in estimating biomass, abundance and diversity in samples of deep-sea macrobenthos. Marine Ecology Progress Series, 225: 97-107.
- Gehrmann, S. (2011): Stamm Annelida – Ringelwürmer, in: Die Fauna der Nordsee – Niedere Tiere & Wirbeltiere. ePubli GmbH, 122-134.
- Hartmann-Schröder, G. (1996): Allgemeiner Teil, in: Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta, 11-23, Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Hartmann-Schröder, G. (1996): Gattung *Nephtys*, in: Die Tierwelt Deutschlands – Annelida, Borstenwürmer, Polychaeten. 217-232, Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Hübner, G. (2007). Ökologisch-faunistische Fließgewässerbewertung am Beispiel der salzbelasteten unteren Werra und ausgewählter Zuflüsse. Kassel University Press GmbH, 27: 103.
- Ingole, B. (2005): Indian Ocean Coasts, Coastal Ecology, in: Encyclopedia of Coastal Science (ed. M. Schwartz), 546-554, Berlin: Springer Verlag.
- McLachlan, A. (1996): Physical factors in benthic ecology: effects of changing sand particle size on beach fauna. Marine Ecology Progress Series, 131: 205-217.
- Mühlenberg, M. (1993): „Freilandökologie“, 3. Aufl., UTB, 344 – 345.
- Neumann, H; Reiss, H; Rakers, S; Ehrich, S; Kröncke, I: Temporal variability in southern North Sea epifauna communities after the cold winter of 1995/1996. ICES Journal of Marine Science, 1-11.
- Reise, K. (1985): Introduction, in: Tidal Flat Ecology: An Experimental Approach to Species Interactions, 1-5, Berlin: Springer Verlag.
- Reise, K. (1985): The Tidal Flats of Königshafen, in: Tidal Flat Ecology: An Experimental Approach to Species Interactions, 35-53, Berlin: Springer Verlag.
- Reise, K. (1985): Tides, Sediments and the Distribution of Organisms, in: Tidal Flat Ecology An Experimental Approach to Species Interactions, 9-16, Berlin: Springer Verlag.
- Reise, K.; Herre, E.; Sturm, M. (1994): Biomass and abundance of macrofauna in intertidal sediments of Königshafen in the northern Wadden Sea. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 48(2): 201-215.
- Samuelson, G.M. (2001): Polychaetes as Indicators of Environmental Disturbance on Subarctic Tidal Flats, Iqaluit, Baffin Island, Nunavut Territory. Marine Pollution Bulletin, 42(9): 733-741.
- Seda, J., & Devetter, M. (2000): Zooplankton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. Journal of Plankton Research, 22(10): 1829-1840.
- Semeniuk, V. (2005): Tidal Flats, in: Encyclopedia of Coastal Science (ed. M. Schwartz, RW. Fairbridge, M. Rampino), 965-975, Berlin: Springer Verlag.
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1967): The Mathematical Theory of Communication by Claude E. Shannon and Warren Weaver. University of Ill. Press.
- Zettler, M. L.; Schiedek, D.; Bobertz, B. (2007): Benthic biodiversity indices versus salinity gradient in the southern Baltic Sea. Marine Pollution Bulletin, 55(1): 258-270.

Art		Stamm	Fundort
<i>Zostera marina</i>	Monocotyledona	Angiosperma	
<i>Capitella capitata</i>	Polychaeta	Annelida	Mischwatt
<i>Scoloplos armiger</i>	Polychaeta	Annelida	Mischwatt
<i>Arenicola Marina</i>	Polychaeta	Annelida	Sand- und Mischwatt
<i>Hediste diversicolor</i>	Polychaeta	Annelida	Sand- und Mischwatt
<i>Phyllodoce mucosa</i>	Polychaeta	Annelida	
<i>Spirorbis spirorbis</i> (Larve)	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Polydora ciliata</i> (Nectochaeta)	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Polynoidentrochophora</i>	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Spionidenlarve</i>	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Sabellariidenlarve</i> (Nectochaeta)	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Lanice conchilega</i> (Larve)	Polychaeta	Annelida	Plankton
<i>Chaetozone setosa</i>	Polychaeta	Annelida	Schlick
<i>Pygospio elegans</i>	Polychaeta	Annelida	Schlick
<i>Manayunkia aestuarina</i>	Polychaeta	Annelida	Schlick
<i>Streblospio benedicti</i>	Polychaeta	Annelida	Schlick
<i>Aonides oxycephala</i>	Polychaeta	Annelida	Sandwatt
<i>Trilobodrilus axi</i>	Archiannelida	Annelida	Interstitiell
<i>Hesionides arenaria</i>	Polychaeta	Annelida	Interstitiell
<i>Microphthalmus listensis</i>	Polychaeta	Annelida	Interstitiell
<i>Protodriloides symbioticus</i>	Polychaeta	Annelida	Hausstrand
<i>Scolecopsis squamata</i>	Polychaeta	Annelida	Sandwatt
<i>Notomastus latericens</i>	Polychaeta	Annelida	Sandwatt
<i>Heteromastus filiformis</i>	Polychaeta	Annelida	Sandwatt
<i>Nephtys hombergi</i>	Polychaeta	Annelida	Sandwatt
<i>Pycnophyes dentatus</i>	Polychaeta	Annelida	Schlickwatt
<i>Electra pilosa</i>	Gymnolaemata	Bryozoa	auf Fucus
<i>Cyphonauteslarve</i>	Gymnolaemata	Bryozoa	Plankton
<i>Ulva lactuca</i>	Ulvales	Chlorophyta	
<i>Cothurnia</i> sp.	Sessilida	Ciliophora	Sandwatt
<i>Vorticella nebulifera</i>	Oligohymenophora	Ciliophora	Schlickwatt
<i>Coleps tessellatus</i>	Prorodontida	Ciliophora	Hausstrand
<i>Sagartia</i> sp.	Anthozoa	Cnidaria	Mya-Ausfahrt
<i>Obelia dichotoma</i>	Hydrozoa	Cnidaria	Plankton
<i>Eirene viridula</i>	Hydrozoa	Cnidaria	Plankton
<i>Sagartiogeton undatus</i>	Anthozoa	Cnidaria	Sandwatt
<i>Hemigrapsus sanguineus</i>	Brachyura	Crustacea	zwischen Austern
<i>Balanus balanoides</i>	Cirripedia	Crustacea	auf Hartsubstrat
<i>Hyas araneus</i>	Brachyura	Crustacea	Mya-Ausfahrt
<i>Elminius modestus</i>	Cirripedia	Crustacea	auf Hartsubstrat
<i>Carcinus maenas</i>	Brachyura	Crustacea	benthisch fast überall
<i>Hyperia galba</i>	Malacostraca	Crustacea	in Scyphozoen
<i>Idotea baltica</i>	Isopoda	Crustacea	zwischen Austern
<i>Pagurus bernhardus</i>	Malacostraca	Crustacea	Mya-Ausfahrt
<i>Gammarus locusta</i>	Malacostraca	Crustacea	Mya-Ausfahrt
<i>Crangon crangon</i>	Malacostraca	Crustacea	Mya-Ausfahrt
<i>Acartia clausi</i>	Copepoda	Crustacea	Plankton
<i>Corophium volutator</i>	Malacostraca	Crustacea	Schlick
<i>Cancer pagurus</i>	Malacostraca	Crustacea	Mya-Ausfahrt
<i>Caprella linearis</i>	Malacostraca	Crustacea	
<i>Bolinopsis infundibulum</i>	Lobata	Ctenophora	Plankton
<i>Mnemiopsis leydyi</i>	Lobata	Ctenophora	Plankton
<i>Pleurobrachia pileus</i>	Tentaculata	Ctenophora	Plankton
<i>Echinocardium cordatum</i>	Echinoidea	Echinodermata	Spülsaum Weststrand Ellenbogen
<i>Asterias rubens</i>	Asteroidea	Echinodermata	Mya-Ausfahrt
<i>Psammechinus miliaris</i>	Echinoidea	Echinodermata	Mya-Ausfahrt

<i>Halichaeetonotus</i> sp.	Chaetognatida	Gastrottricha	Hausstrand
<i>Turbanella</i> sp.	Macrodasyida	Gastrottricha	Hausstrand
<i>Phaeocystis globosa</i>	Occolithophyceae	Haptophyta	Plankton
<i>Lepidochitona cinerea</i>	Polyplocophora	Mollusca	auf Austern
<i>Aeolidia papillosa</i>	Gastropoda	Mollusca	in Muschelschalen
<i>Crepidula fornicata</i>	Gastropoda	Mollusca	Sand- und Mischwatt
<i>Ocerastoderma edule</i>	Bivalvia	Mollusca	Misch-, Schlickwatt
<i>Mya arenaria</i>	Bivalvia	Mollusca	nur Schalen gefunden
<i>Esis siliqua</i>	Bivalvia	Mollusca	nur Schalen gefunden
<i>Crassostrea gigas</i>	Bivalvia	Mollusca	Sand- und Mischwatt
<i>Ostrea edulis</i>	Bivalvia	Mollusca	nur Schalen gefunden
<i>Littorina</i> sp. [Veligerlarve]	Gastropoda	Mollusca	Plankton
<i>Hydrobia ulvae</i>	Gastropoda	Mollusca	Schlick
<i>Littorina littorea</i>	Gastropoda	Mollusca	Sand-, Misch- und Schlickwatt
<i>Macoma baltica</i>	Bivalvia	Mollusca	Schlick
<i>Melanthaphis neritoides</i>	Gastropoda	Mollusca	auf Austern
<i>Mytilus edulis</i>	Bivalvia	Mollusca	Sandwatt, an Austern
<i>Mya truncata</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Venerupis corrugata</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Petricola pholadiformis</i>	Bivalvia	Mollusca	Mya-Ausfahrt
<i>Esis arcuatus</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Spisula elliptica</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Spisula subtruncata</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Sepia officinalis</i>	Cephalopoda	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Turritella communis</i>	Gastropoda	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Dunax vittatus</i>	Bivalvia	Mollusca	
<i>Venus gallina</i>	Bivalvia	Mollusca	Spülsaum (divers)
<i>Noctulica scintillans</i>	Dinophyceae	Nyctozoa	Plankton
<i>Ceratium horridum</i>	Dinophyceae	Nyctozoa	Sandwatt
<i>Oscinodiscus wailesii</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Sandwatt
<i>Ceratium tripos</i>	Dinophyceae	Nyctozoa	Sandwatt
<i>Gonyaulax cf. digitale</i>	Dinophyceae	Nyctozoa	Sandwatt
<i>Tetrasomma ambigua</i> ???	Enopla	Nemertea	
<i>Odotella sineasis</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Eucampia zodiacus</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Thalassionema nitzschoides</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Oscinodiscus radiatus</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Rhizosolenia setifera</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Guinardia striata</i>	Oscinodiscophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Biddulphia rhombus</i>	Mediophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Trionyx regia</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Plankton
<i>Triceratium foveus</i>	Oscinodiscophyceae	Ochromytha	Schlickwatt
<i>Helicostheca tamesis</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Sandwatt
<i>Actinopterychus senarius</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Sandwatt
<i>Actinopterychus splendens</i>	Bacillariophyceae	Ochromytha	Sandwatt
<i>Alaurina composita</i>	Rhabditophora	Platyhelminthes	Plankton
<i>Halidorea oculata</i>	Demospongiae	Porifera	Sand- und Mischwatt
<i>Nonion depressulus</i>	Foraminifera	Rhizopoda	Sandwatt
<i>Callithamnion corymbosum</i>	Ceramiales	Rhodophyta	
<i>Gracilaria vermiculophylla</i>	Florideophyceae	Rhodophyta	
<i>Cystodinium purpureum</i>	Florideophyceae	Rhodophyta	
<i>Fucus vesiculosus</i>	Phaeophyceae	Stramenopila	
<i>Fucus spiralis</i>	Phaeophyceae	Stramenopila	
<i>Ascoplyllum nodosum</i>	Phaeophyceae	Stramenopila	Spülsaum (divers)
<i>Batillipes</i> sp.	Heterotardigrada	Tardigrada	Hausstrand
<i>Syngnathus</i> sp.	Syngnathiformes	Teleostei	

Myoxocephalus scorpius
Oikopleura dioica
Fritillaria borealis
Botryllus schlosseri
Styela clava
Aplidium glabrum
Molgula mannhattensis

Perciformes
Appendicularia
Appendicularia
Ascidacea
Ascidacea
Ascidacea
Ascidacea

Teleostei
Tunicata
Tunicata
Tunicata
Tunicata
Tunicata
Tunicata

Plankton
Plankton
Hafen
Hafen
Hafen
Hafen
Mya-Ausfahrt

